# WUCHSSTOFF, LICHTWACHSTUMSREAKTION UND PHOTOTROPISMUS BEI RAPHANUS

VON

J. VAN OVERBEEK.

## Inhaltsübersicht.

## ABSCHNITT I.

## ALLGEMEINE EINLEITUNG.

### 1. Geschichtliches.[1])

Ein grosser Schritt vorwärts in der Entwicklung unserer Erkenntnis des Phototropismus ist wohl die Entdeckung des „Reizmengengesetzes" gewesen, welches zuerst von Blaauw (1908, 1909) und Fröschel (1908) klar ausgesprochen wurde. Eine kurze und deutliche Auseinandersetzung dieses Gesetzes findet man bei Kostytschew/Went S. 341. „Aus Untersuchungen von Blaauw und Fröschel

[1]) Die historische Literatur findet man bei Wiesner (1880) referiert. Da neulich einige Arbeiten veröffentlicht worden sind, welche ausführlich die neuere Literatur erörtern (Kostytschew & Went, 1931; Du Buy & Nuernbergk, 1932), ist in vorliegender Arbeit immer nach einer möglichst kurzen Literaturbesprechung gestrebt worden.

ist hervorgegangen, dass eine ganz bestimmte Lichtmenge erforderlich ist zum Hervorrufen einer eben noch sichtbaren positiven Krümmung. Wenn man die Intensität des Lichtes in Meterkerzen angibt und die Dauer der Beleuchtung in Sekunden, so handelt es sich um das Produkt dieser beiden Zahlen, also um eine Energiemenge". Blaauw (1914) untersuchte auch das Wachstum von *Phycomyces* in Abhängigkeit von der Lichtmenge, und zog aus diesen Untersuchungen den Schluss, dass eine bestimmte Wachstumsreaktion von einer bestimmten Lichtmenge ausgelöst wird. Hierbei begründete er die vielumstrittene Blaauwsche Theorie des Phototropismus. Das Licht, welches bei allseitiger Zufuhr eine Lichtwachstumsreaktion hervorruft, verursacht bei einseitiger Zufuhr, infolge der ungleichen Lichtverteilung, ungleiche Lichtwachstumsreaktionen, und diese sind es, welche nach Blaauw die phototropische Krümmung herbeiführen.

Später erschienen Untersuchungen, welche die Theorie auch für *Helianthus*-Keimlinge annehmlich machten. In der Mitteilung, 1915 S. 526 sagt Blaauw u.A.: „Es hat sich herausgestellt, dass der positive Phototropismus von *Helianthus* auf eine ganz andere Weise zustande kommt als bei *Phycomyces*, dass aber in beiden Fällen immer zwei Faktoren die Krümmung bestimmen: die Lichtwachstumsreaktion und die Verteilung des einseitigen Lichtes im Organ".

Zur Zeit als Blaauw seine Theorie begründete, gelang es Boysen-Jensen (1910) und Paál (1914) [1]) die Existenz des Wuchsstoffes zu beweisen, und damit war eine neue Epoche in die Geschichte der Wachstumsforschung eingetreten.

Es zeigte sich, dass von der Spitze der Gramineenkoleop-

[1]) Siehe auch F. A. F. C. Went, (1933).

tilen ein Stoff produziert wird (später Wuchsstoff oder Auxin genannt), der von dort in basipetaler Richtung in den Koleoptilen transportiert wird und das Streckungswachstum der Zellen stark fördert. Es hat sich später herausgestellt, dass ohne Wuchsstoff gar kein Wachstum stattfinden kann. (Went 1928; Dolk 1930; Heyn 1931).

Went Jr. (1928) hat in einer vielumfassenden Arbeit eine Methode ausgearbeitet, mit der es möglich war, den Wuchsstoff quantitativ zu bestimmen. Mittels dieser Methode erforschte Went die Verteilung des Wuchsstoffes in einseitig beleuchteten Avena-Koleoptilen. Es gelang Went zu zeigen, dass einseitig einwirkendes Licht die Strömungsrichtung des Wuchsstoffes derartig beeinflusst, dass an die Schattenflanke erheblich mehr Wuchsstoff gelangt als an die Lichtseite der Koleoptilen. Hierdurch wächst die Schattenseite stärker als die Lichtflanke und infolgedessen krümmen sich die Koleoptilen der Lichtquelle zu.

Auf Grund von einigen Versuchen, kam Cholodny (1927) zu dem Schluss, dass bei einer geotropischen Krümmung, ebenso wie bei den phototropischen Krümmungen eine ungleichmässige Verteilung des Wuchsstoffes stattfindet. Da sowohl Went als auch Cholodny unabhängig von einander zu völlig gleichen Anschauungen über die Bedeutung der Wuchsstoffverteilung bei den tropistischen Krümmungen gekommen waren, bezeichnet man diese Theorie jetzt gewöhnlich als Went-Cholodnysche Wuchsstofftheorie der Tropismen.

## 2. Aufgabe dieser Arbeit.

Die kräftigste Stütze, welche es bis jetzt für die Blaauwsche Theorie gab, war die ausführliche und genaue Arbeit Van Dillewyns (1927). An *Avena*-Koleoptilen untersuchte Van Dillewyn ob sich eine Übereinstimmung ergab zwischen den aus den Lichtwachstumsreaktionen

abgeleiteten und den wirklich beobachteten Krümmungen. Er benutzte dabei die von Arisz (1915) beobachteten Krümmungen. Obgleich der Vergleich nur ein qualitativer war, sprach die Übereinstimmung, welche sogar bis in Einzelheiten sehr auffallend war, sehr zu Gunsten der Blaauwschen Theorie. Van Dillewyn analysierte die Lichtwachtstumsreaktionen, welche meistens komplexer Natur sind, dadurch, dass er Spitze und mehr basale Zonen jede für sich beleuchtete, und nachforschte, zu welcher Lichtwachstumsreaktion diese Beleuchtungen Anlass gaben. Es gibt bei Avena zwei Lichtwachstumsreaktionen, eine lange und eine kurze. Die lange Reaktion erfolgt nur bei Spitzenbeleuchtung (äusserste ½ mm der Spitze) und erreicht ihr (Wachstums) Minimum oder Maximum nach 1 bis 2 Stunden. Diese Reaktion erfolgt schon bei sehr kleinen Lichtmengen. (Unterhalb 25 M.K.S.).

Die kurze Lichtwachstumsreaktion erfolgt sowohl bei Spitzenbeleuchtung als bei Beleuchtung der mehr basalen Zonen und erreicht ihr Wachstumsminimum nach etwa ½ Stunde. Zur Erziehlung dieser Reaktion bedarf es einer ziemlich grossen Lichtmenge.

Van Dillewyn hat auch eine Dunkelwachstumsreaktion [1]) nachweisen können, welche erfolgt, wenn nach einer Dauerbelichtung der mehr basalen Zonen plötzlich verdunkelt wird. Diese Dunkelwachstumsreaktion ist in ihrem Verlauf der kurzen Lichtwachstumsreaktion entgegengesetzt. Sie besteht in einer Wachstumsbeschleunigung welche nach etwa ½ Stunde einen Maximumwert erreicht.

Die lange Wachstumsreaktion, also die Spitzenreaktion, hängt nach Van Dillewyn mit der Abscheidung von Wuchsstoff zusammen. Direkte Wuchsstoffbestimmungen hat er jedoch nicht angestellt. Erst F. W. Went (1928 S. 91) gelang es eine verringerte Wuchsstoffabgabe als

[1]) In Übereinstimmung mit Tollenaar & Blaauw (1921).

Folge von Spitzenbeleuchtung direkt fest zu stellen. Hier war also ein kausaler Zusammenhang aufgefunden worden zwischen *einer* bestimmten Lichtwachstumsreaktion, nämlich der Spitzenreaktion. also einem *Unterteil* der Blaauwsche Theorie einerseits, und der Wuchsstofftheorie anderseits.

Wie steht es aber mit der Erklärung der kurzen Reaktion und der Dunkelwachstumsreaktion? Hierbei ist man bis jetzt noch nicht weiter gekommen über die Auffassung Van Dillewyns (1927 S. 567) hinaus, dass die kurze Reaktion wahrscheinlich zurückzuführen ist auf eine von der Permeabilitätsänderung bewirkte Beeinflussung der Wuchsstoffzufuhr. In vorliegender Arbeit ist u.a. versucht worden obige Frage genauer zu beantworten.

Went Jr (1928 S. 98) hat auf Grund des einzigen damals bekannten Zusammenhanges zwischen der Wuchsstofftheorie und der Lichtwachstumstheorie die Krümmung berechnet, welche eine verschiedene Wuchsstoffproduktion der Spitze an Licht- und Schattenseite verursachen würde. Dabei nimmt er an, dass die Schattenseite gar kein Licht empfängt. Diese berechneten Krümmungen sind jedoch viele Male kleiner als die tatsächlich wahrgenommenen phototropischen Krümmungen.

Dadurch dass die Lichtwachstumsreaktionen ausführlicher, als bisher geschehen war, in Zusammenhang mit der Wuchsstofftheorie untersucht wurden, ist eine neue Einsicht in verscheidene, einander oft widersprechende Tatsachen ermöglicht worden. Hierdurch ist es auch gelungen, zu zeigen, dass *die Blaauwsche Theorie und die Theorie von Went keine Antithesen sind, sondern dass die Grundgedanken beider Theorien einander ergänzen* bei der heutigen Erklärung des Phototropismus (von *Raphanus*-Hypokotylen).

Es ist vor allem der grosse Mangel unserer Kenntnis über den kausalen Zusammenhang zwischen den Lichtwachstumsreaktionen und der Wuchsstofftheorie gewesen,

welcher verursacht hat, dass die Blaauwsche Auffassungen heutzutage immermehr an Anerkennung verloren haben.

Der Versuch die kausalen Zusammenhänge zwischen den Lichtwachstumsreaktionen einerseits und der Wuchsstofftheorie anderseits aufzufinden, ist die Hauptaufgabe dieser Arbeit geworden.

### 3. Fragestellung.

Der Phototropismus in Zusammenhang mit Wuchsstoff ist an Dikotyledonen noch sehr wenig studiert worden. Daher entschloss ich mich zu untersuchen ob es vielleicht möglich wäre, mittels systematisch angestellter Versuche an Dikotylenkeimlingen den Phototropismus auf Grund der Wuchsstofftheorie zu analysieren.

Hierzu war es notwendig die folgenden Fragen zu beantworten:

1. Wie beeinflusst Licht das Längenwachstum des Keimlings? (Abschn. II).
2. Wo in dem Keimling wird Wuchsstoff produziert? (Abschn. II).
3. Wie beeinflusst Licht die Wuchsstoffproduktion? (Abschn. III).
4. Wie beeinflusst Licht den Wuchsstofftransport? (Abschn. IV).
5. Wie beeinflusst Licht die Verteilung des Wuchsstoffes? (Abschn. V).
6. Wie beeinflusst Licht das Vermögen der Organe, auf Wuchsstoff zu reagieren? (Abschn. VI).

### 4. Die Versuchspflanzen.

*(Hierzu: Abb. 1a und 1b.)*

Als Versuchspflanzen wurden Keimlinge von *Raphanus sativus* benutzt. Nur bei einigen Vorversuchen benutzte ich Keimlinge von *Lepidium sativum*. Als sehr geeignet erwies sich die reine Linie „*Yskegels*" genannt, womit

alle hier erwähnte Raphanusversuche ausgeführt worden sind.

Die Samen wurden in Blumentöpfe gesät und diese ins Gewächshaus gestellt. Das Gewächshaus war geheizt und hatte meistens eine Temperatur zwischen 20 und 25° C. Nach etwa 5 Tagen haben die Pflanzen schon Hypokotyle von ungefähr 5 cm Länge und schöne grüne Kotyledonen. Am Ende des fünften Tages wurden die

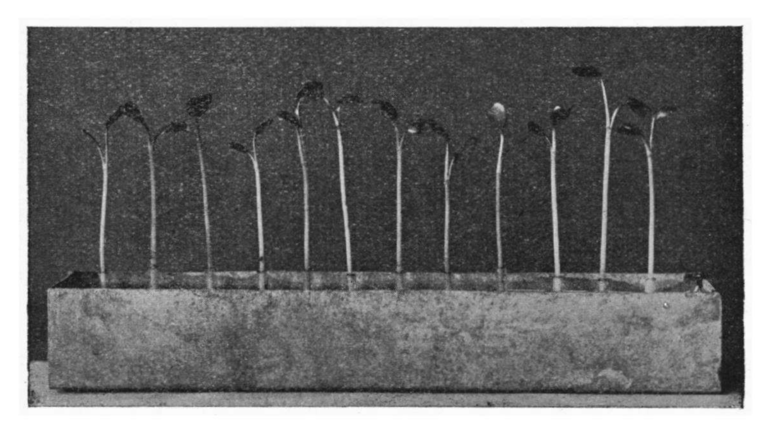


Abb. 1*a*. Zinktrog mit dunkeladaptierten, 6 Tage alten, *Raphanus*-Keimlingen. Die Keimlinge waren tags zuvor in Röhrchen (siehe S. 565) gesteckt und in die Dunkelkammer gesetzt worden.

Pflanzen meistens in das Dunkelzimmer gestellt und am nächsten Tag für die Versuche benutzt. *Ich arbeitete also mit dunkeladaptierten Pflanzen.* Dieses hat gewisse Vorzüge gegenüber dem Arbeiten mit etiolierten Pflanzen.

i. Betrachtet man eine junge etiolierte *Raphanus*-Pflanze, so fällt augenblicklich die stark ausgeprägte Gipfelkrümmung auf. Bei einer im Licht, im Gewächshaus aufgezüchteten Pflanze ist die Gipfelkrümmung verschwunden, bald nachdem die Pflanze über die Erde gewachsen ist. Untersuchungen über diese Gipfelkrümmungen findet man bei Sperlich (1912). Wie wir später

sehen werden, war es erwünscht einseitig auf Hypokotyle wuchsstoffhaltige Agarwürfelchen zu setzen, und die auf diese Weise entstandenen Wuchsstoffkrümmungen zu messen. Solche Versuche setzen aber gerade Hypokotyle und besonders, gerade Hypokotylenden voraus. Einzig und allein schon aus diesem Grund soll man dunkeladaptierte Pflanzen den etiolierten vorziehen.

ii. Beleuchtete man eine Serie dunkeladaptierter Pflanzen

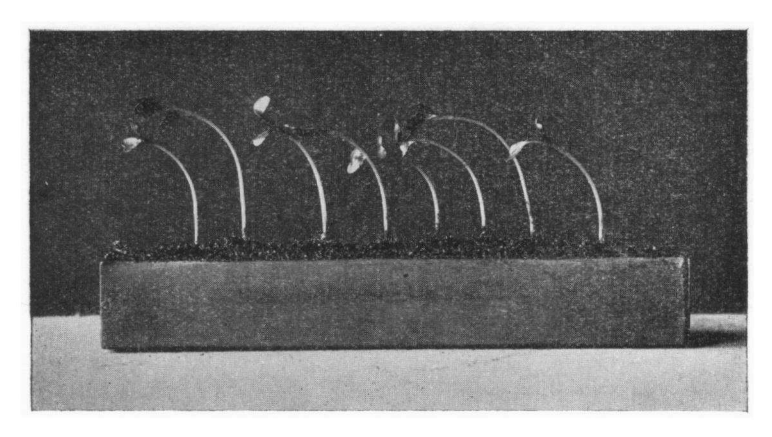


Abb. 1*b*. Dunkeladaptierte, 6 Tagen alte, *Raphanus*-Keimlinge, welche von links während 2 Stunden beleuchtet worden sind. Eine Lampe von 500 Watt auf 80 cm Entfernung (200 Erg/cm$^2$ Sek.).

einseitig, so ergab es sich, dass die phototropische Krümmung der dunkeladaptierten Pflanzen meistens erheblich grösser war als jene der etiolierten. Es zeigte sich hierbei ebenfalls, dass *Raphanus*-Pflanzen viel weniger lichtempfindlich sind als *Avena*-Koleoptilen. Auch lassen sich bei Raphanus kleine phototropische Krümmungen, der Nutationen wegen, nicht bestimmen.

iii. Die ungleiche Wuchsstoffverteilung als Folge einseitiger Beleuchtung (siehe Abschn. V) ist bei etiolierten Pflanzen viel weniger ausgesprochen als bei den dunkeladaptierten.

Wenn man Hypokotyle von etiolierten und dunkeladaptierten Pflanzen gegen das Licht hält, so sieht man sogleich, dass die etiolierten Pflanzen lichtdurchlässiger sind. Dies lässt sich auch auf photographischem Weg ermitteln. (Abschn. VI). Hieraus kann man den Schluss ziehen, dass bei einseitiger Beleuchtung der Lichtabfall in den dunkeladaptierten Hypokotylen grösser ist als in den etiolierten. Dieses kann vielleicht zum Teil eine Erklärung für die Tatsachen ii und iii geben.

Wie man ersieht, ist es in jeder Hinsicht erwünscht, bei den Versuchen dunkeladaptierte *Raphanus*-Keimlinge zu bevorzugen gegenüber etiolierten. Worauf das Dunkeladaptieren eigentlich beruht, wird in Abschn. III und VI auseinandergesetzt werden.

### 5. Die Wuchsstoffanalyse.

Wie wir später erfahren werden, hatte ich oft zu bestimmen, wieviel Wuchsstoff[1]) ein Organ oder wuchsstoffhaltiges Agarwürfelchen enthält. Diese Wuchsstoffanalyse wurde ausgeführt nach einer von Went (1928) ausgearbeiteten, und von Van der Wey (1931) u.A. verbesserten Methode. (Siehe Kostytschew & Went, 1931 S. 285; Du Buy & Nuernbergk, 1932 S. 476; F. A. F. C. Went, 1933). Die Versuchstechnik beruht auf der Tatsache, dass wenn man wuchsstoffhaltige Agarwürfelchen einseitig auf die Schnittflächen dekapitierter *Avena*-Koleoptilen setzt, diese hierauf mit einer Krümmung reagieren. Die Würfelchen in vorliegenden Versuchen waren immer 2 × 2 × 0.9 mm gross.

[1]) Da es sehr wahrscheinlich ist, dass es in der Natur verschiedene Stoffe gibt, welche alle eine physiologisch ähnliche Wirksamkeit haben, jedoch nicht genau chemisch identisch sind, bezieht sich in vorliegender Arbeit der Ausdruck Wuchsstoff nur auf die physiologische Aktivität des Stoffes, ohne etwas über dessen chemische Zusammensetzung voraus zu sagen. Für die Bezeichnung Auxin sei man verwiesen auf Paragraph 19, S. 580.

Man kann diese Avena-Keimlinge in Wasser oder in Erde züchten. Wasserkulturen haben den grossen Vorteil, dass man immer die einzelnen Pflanzen mit ihren Glashalterchen [1]) umwechseln und so möglichst gleichartige Pflanzenserien herstellen kann. Weiter weisen die Wuchsstoffkrümmungen der in Wasser gezüchteten Pflanzen meistens eine geringere Variation auf als jene der in Erde gezüchteten Pflanzen. Bei Wasserpflanzen hat man aber darauf zu achten, dass der Grenzwinkel meistens erheblich kleiner ist als der Grenzwinkel der Erdpflanzen. Went (1928 S. 45) hat hierauf auch schon hingewiesen.

In vorliegenden Versuchen sind die Wuchsstoffanalysen von allen Versuchen mit Nummern kleiner als 21014 [2]) mit Hilfe von Erdpflanzen analysiert worden. Versuche mit Nummern grösser als 21014 sind mit Wasserpflanzen analysiert worden.

Wenn man die *Avena*-Samen (Svalöfs „Sieges"-Hafer) am Nachmittag des ersten Tages zur Keimung auslegt, sind die Pflanzen am Morgen des fünften Tages für den Versuch geeignet. Die Koleoptilen wurden dann dekapitiert mit Hilfe der Dekapitationsschere von Van der Wey (1931). 1½ Stunden später wurde das erste Blatt losgerissen und wurde nochmals dekapitiert. Unmittelbar darauf wurde ein Würfelchen, dessen Wuchsstoffgehalt man bestimmen wollte, einseitig auf die Schnittfläche von jeder der Koleoptilen gesetzt. 120 Minuten nach Aufsetzen der Würfelchen wurden die gekrümmten Pflanzen mit

[1]) Diese Halterchen waren zu 12 mit Hilfe von Messingklemmen auf kleinen Holzlatten von 20 × 3 × 2 cm befestigt worden (Siehe Went 1928, S. 15, Abb. 3).

[2]) Die Nummern stellen das Datum des Tages vor, worauf der Versuch stattgefunden hat. Die erste Ziffer hat Bezug auf das Jahr; die zweite und dritte auf den Monat; die vierte und fünfte Ziffer auf den Tag. Also 2—10—14 ist ein Versuch der am 14en Oktober 1932 stattgefunden hat.

photographischem Papier aufgenommen. Später kann man an diesen Photogrammen die Grösse der Krümmungen mit Hilfe eines durchsichtigen Gradbogens bestimmen. *Dadurch dass immer die Krümmungen bestimmt werden, ohne dass ich in diesem Augenblick wusste, auf welche Serie sich die Krümmungen bezogen, wurden die Ergebnisse der Versuche sehr objektiv und zuverlässig.*

Die erhaltenen Krümmungen sind innerhalb bestimmter Grenzen in Proportionalität mit dem Wuchstoffgehalt der Würfelchen. (Went, 1928; Van der Wey, 1931).

Es ist selbstverständlich, dass die Wuchsstoffbestimmungen in einer Dunkelkammer mit konstanter Temperatur und Luftfeuchtigkeit stattfanden. Obwohl aber Temperatur und Luftfeuchtigkeit konstant waren, war es doch immer bei den „Avenologen" als eine Erfahrungstatsache bekannt, dass an dem einen Tag die Pflanzen viel besser reagierten (also dem Wuchsstoff gegenüber empfindlicher sind) als an einem anderen Tag (Kögl. 1933, S. 18). In letzter Zeit hat Haagen Smit hierüber spezielle Untersuchungen angestellt, und gezeigt, dass es sich hier um eine noch unbekannten Beeinflussung der Pflanzen handelt, welche sich — wie man am liebsten sagen möchte — über die Dunkelkammern mit „konstanten" Bedingungen lustig macht.

Bei der Ausführung der Analyse kommt es also darauf an, die Wuchsstoffbestimmungen der Versuchsserien, welche man miteinander vergleichen will, so schnell wie möglich nacheinander stattfinden zu lassen. Will man z.B. den Wuchsstoffgehalt einer Serie Würfelchen A vergleichen mit dem einer Serie B, so zieht man von 12 Avena-Pflanzen, welche 1½ Stunden vorher dekapitiert worden sind, die ersten Blätter los, dekapitiert zum zweiten Male und setzt unmittelbar hierauf ein Agarwürfelchen der Serie A einseitig auf jede Koleoptile. Diese Handlung beansprucht ungefähr 5 Minuten. Sobald sie fertig ist, nimmt man

eine zweites Dutzend Avena-Koleoptilen und versieht diese mit Würfelchen B. Danach versieht man wiederum 12 Pflanzen mit Würfelchen A, und darauf wieder 12 Pflanzen mit Würfelchen B, usw. In Übereinstimmung hiermit verfertigte ich die Tabellen nach folgenden Schema:

| | |
|---|---|
| 1. A′ | 2. B′ |
| 3. A″ | 4. B″ |

Die Ziffern bedeuten die Reihenfolge des Aufsetzens. Siehe z.B. Tabelle VI S. 624; Tabelle VII S. 622 usw.

### 6. Die Versuchsaufstellung.

*(Hierzu: Abb. 2.)*

Wie aus § 3 zu ersehen ist, brauchen wir eine Versuchseinrichtung wobei man mit einer Serie Versuchsobjekte im Dunkeln einerseits und im Lichte anderseits zu experimentieren vermag. Alle Versuchsverhältnisse beider Serien sollen nur das Licht als einzigen variabelen Faktor haben. Die Dunkelversuche wurden ausgeführt in den bekannten Utrechter Dunkelkammern (siehe F. W. Went, 1928; Nuernbergk 1933). Die Temperatur war hier 22.5° C. und die Luftfeuchtigkeit 92 %. Ausserdem standen bei vielen Versuchen (siehe später) die Objekte in Glasdosen oder grossen Zinkbehältern, worin die Luftfeuchtigkeit 100 % war. Bei den Lichtversuchen wurde eine Apparatur, die in Abb. 2 schematisiert worden ist, benutzt. Diese besteht aus einem Thermostaten mit genau konstanter Temperatur von 22.5° C. Hierin wurden die Versuchsobjekte, meistens in grösseren oder kleineren Glasdosen mit 100 % Luftfeuchtigkeit, gestellt. Der Thermostat hat einen Wassermantel und an der Vorderseite doppelte Glastüren (T). Damit allseitige Beleuchtung möglich war, war in dem Thermostat ein Klinostat nach Pfeffer gestellt worden, dessen Uhrwerk eine horizontale Scheibe (S.) antrieb. (Eine Umdrehung: ½ Minute).

Ausserdem war gegen die Hinterseite ein Spiegel (glänzende Blechplatte; Sp) angebracht worden. Kontrolversuche ergaben, dass in derartiger Weise allseitig beleuchtete Raphanus-Pflanzen, während 5 Stunden noch nicht die geringste Krümmung aufweisen. Als Lichtquelle benutzte ich eine oder zwei Lampen von 500 Watt. Diese standen in einem Abstand von 80 cm vom Drehpunkt der Scheibe (gemessen von der Vorderseite der Lampen). Die Lampen

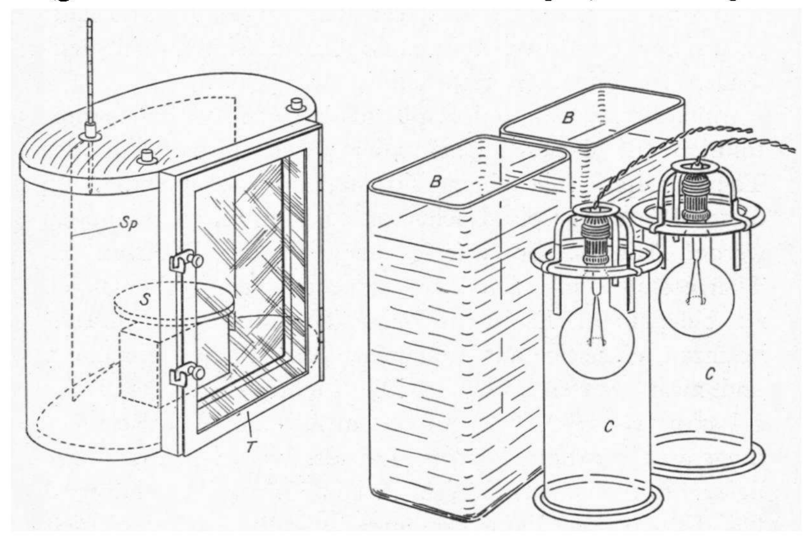



**Abb. 2. Schema der Versuchsaufstellung der Lichtversuche. Erklärung im Text.**

waren in gläsernen Zylindern (C) aufgehängt. Dadurch, dass zwischen Lampen und Thermostat 2 grosse gläserne mit Wasse: gefüllten Behälter, mit einer Tiefe von 20 cm, aufgestellt worden waren, wurde direkte Wärmestrahlung von den Lampen auf die Objekte praktisch ausgeschlossen (vgl. Bachmann 1929, Nuernbergk 1933). Die Energiemenge, welche von 1 Lampe bei obiger Versuchsaufstellung (ohne Spiegel) auf ein Objekt, das auf dem Drehpunkt der Scheibe im Thermostat gestellt worden ist, anlangt

beträgt etwa: 200 Erg./cm² Sek. Die Energiemessungen wurden mit Hilfe einer Mollschen Thermosäule ausgeführt.
Für die Überlassung dieses Apparates bin ich Herrn Dr. E. Nuernbergk, und für die Mithilfe bei den Messungen Herrn Dr. H. G. du Buy sehr zu Dank verpflichtet.

Für die Beleuchtung der Dunkelkammer wurde oranges Licht benutzt, das mittels Glasfilter OG 2 (Dicke: 2 mm) von Schott & Gen., Jena, erhalten wurde. Diese Lichtfiltergläser sind geeicht und undurchlässig für Wellenlängen von 546 m $\mu$ und kleiner.

Sind die Avena- und Raphanus-Pflanzen völlig unempfindlich für dieses Licht? Hierzu wurde die Tür des Thermostaten mit einer Triplexplatte abgeblendet. In dieser Platte war ein Loch, vor das ein Filter geschoben werden konnte. So war es möglich die Pflanzen im Thermostate mit Licht von verschiedenen Wellenlängen zu beleuchten. Es wurde eine Serie von 12 *Avena*-Pflanzen einseitig mit orangefarbigem Licht beleuchtet, und zwar während 1½ St. Die Lichtquelle bestand aus 1 Lampe von 500 Watt auf 80 cm Abstand. Die Beleuchtungsintensität beträgt dann 135 Erg/cm² Sek. Nach der Beleuchtung wurden diese Avena-Koleoptilen während 1½ St. in die Dunkelkammer gestellt. Es zeigte sich dann, dass die Pflanzen eine positieve phototropische Krümmung von 11° aufwiesen. Das vom OG 2-Filter durchgelassene Licht ist also nicht ganz unwirksam in Bezug auf Avena.

Es ist dennoch zulässig diese Filter im Dunkelzimmer zu verwenden, und zwar aus folgenden Gründen. Setzt man voraus, dass die Pflanzen während 5 Minuten dem Lichte einer Dunkelkammerlampe (15 Watt) ausgesetzt sind, und dass die Objekte sich in 50 cm Entfernung davon befinden, so ist die Lichtmenge welche pro cm² auf die Objekte gestrahlt wird, etwa 5000 Mal geringer als die Licht-

menge welche die genannte Krümmung von 11° veranlasst hat. Überdies wurden im Thermostat die Pflanzen von der Seite beleuchtet, in der Dunkelkammer dahingegen befand sich die Lichtquelle immer oberhalb der Objekte.

Früher verwandte man für Dunkelkammerbeleuchtung ein rotdurchlässiges Filter RG 2 (undurchlässig für Wellenlängen von 578 m μ und kleiner). Das Arbeiten mit rotem Lichte ist viel unbequemer als das Arbeiten bei orangem Lichte, da bekanntlich die menschlichen Augen für gelbes Licht maximal empfindlich sind. Auch eine Beleuchtung mit von dem RG 2-Filter durchgelassenem Licht (93 Erg/cm² Sek.) während 2 Stunden, veranlasste bei Avena noch eine positive phototropische Krümmung von etwa 3° (vgl. aber Bergann (1930) und Nuernbergk & Du Buy (1931) S. 493).

Setzt man voraus, dass die Lichtfiltergläser tatsächlich für die kürzeren Wellenlängen absolut undurchlässig sind, wie aus den Eichscheinen welche jedem Filter beigegeben werden — hervorgeht, so hat es sich demnach herausgestellt, dass die *Avenae* auch für gelbes und rotes Licht empfindlich sind, wenn auch viel weniger als für blaues Licht. Blaauw (1909, S. 117) hat ähnliche Ergebnisse veröffentlicht.

*Raphanus* krümmt sich *nicht* phototropisch bei 2-stündiger Beleuchtung mit rotem Lichte (RG 2, 93 Erg/cm² Sek.) Auch bei Beleuchtung mit dem Filter OG 2 (135 Erg/cm² Sek.) und sogar dem Filter OG 1 (177 Erg/cm² Sek.; undurchlässig für Wellenlängen von 480 m μ und kleiner) lassen sich noch keine deutlichen phototropische Krümmungen nachweisen. Beleuchtet man Raphanus aber mit dem blaudurchlässigen Filter GG 7 (etwa 8 Erg/cm² Sek.; und nur durchlässig für Wellenlängen von 509 bis 334 m μ), so weisen die Raphanus-Pflanzen nach einer Beleuchtungszeit von 2 Stunden eine positive phototropische Krümmung von im Mittel 45° auf.

# ABSCHNITT II.

## DAS LÄNGENWACHSTUM.

### 7. Methode.

*(Hierzu Abb. 3 und 4.)*

Zur Messung des Längenwachstums gibt es 2 Gruppen von Methoden, nämlich automatische Wachstumsmessungen (Auxanometer und Film) und nicht automatische Methoden (Horizontalmikroskop und Kathetometer). Eine Übersicht dieser Methoden findet man bei Kostytschew/Went, 1931 S. 261.

Bei meinen Versuchen war es erwünscht möglichst viel Pflanzenmaterial in derselben Serie beobachten zu können. Weiter war es meine Absicht, nicht nur das Totalwachstum der Hypokotyle zu messen, sondern auch die Wachstumsverteilung in den Hypokotylen zu untersuchen.

Mit Horizontalmikroskop und Auxanometer lässt sich nur das Wachstum einer einzelnen Pflanze bestimmen. Diese Apparate sind also für die vorliegenden Versuche ungeeignet. Mit der kinematographischen Methode ist es möglich etwa 3 Pflanzen zugleich zu filmen. Überdies lässt sich mit Hilfe von dieser Methode sehr bequem die Wachstumsverteilung ermitteln. Solange man nur im Dunkeln experimentiert ist diese Methode geeignet, aber sollte man auch das Wachstum im Lichte ermitteln wollen, so wird die ganze Methode mehr kompliziert.

Im Kathetometer, dahingegen, haben wir ein Instrument von universaler Brauchbarkeit. Die einzige Schwierigkeit ist nur, dass nicht automatisch gearbeitet werden kann, dem gegenüber der Vorteil besteht, dass man mit Serien von etwa 12 Pflanzen arbeiten kann. Bei der Wachstumsmessung der Raphanus-Hypokotyle verwendete ich immer das Kathetometer.

In der botanischen Literatur verwechselt man bisweilen Kathetometer mit Horizontalmikroskop. Also beim Horizon-

talmikroskop befindet sich die Skala, mit der man einen Zuwachs feststellt, im Mikroskop selbst (Okularmikrometer). Beim Kathetometer aber befindet sich diese Skala (S) ausserhalb des Instrumentes (F) (Abb. 3). Dieses ermöglicht es, mit einem Instrumente mehrere Pflanzen zu beobachten. Die Versuchsaufstellung der Längenwachstumsmessungen ist in Abb. 3 skizziert worden. In einem Zinktroge wachsen Raphanus-Keimlinge. An die Hypokotyle sind mittels Paraffinöl, kleine rautenförmige Marken aus Stanniol geheftet

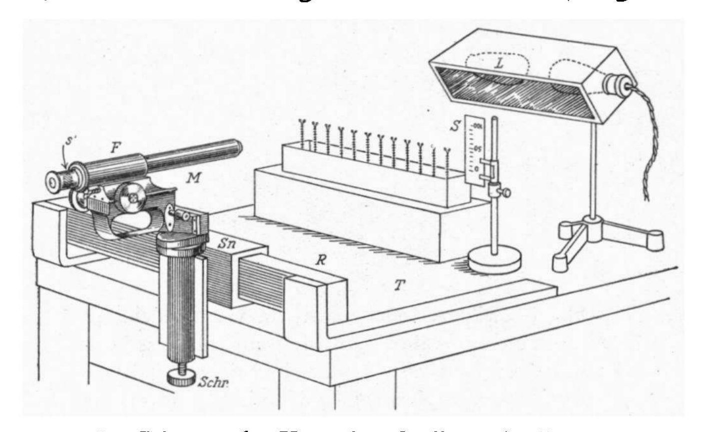



**Abb. 3. Schema der Versuchsaufstellung der Längenwachstumsmessungen mit Hilfe des Kathetometers. Erklärung der Buchstaben im Text.**

worden (St., Abb. 4). Neben den Pflanzen steht eine durchsichtige, photographierte Skala (S), mit Skalenteilen von etwa ½ mm. Als Kathetometer ist ein Mikroskop mit verlängertem Tubus verwendet worden. Das Mikroskop war auf einen Schlitten (Sn) geschraubt worden. Mit Hilfe einer Schraube (Schr) war das Mikroskop in einer vertikalen Ebene zu verstellen. Der Schlitten war mittels einer Schiene (R) in einer horizontalen Ebene zu verschieben. Weiter war im Okular des Mikroskops ein Okularmikrometer ($s^1$), welches beim Ablesen benutzt wurde. In der Abbildung

stellt (L) eine Beleuchtungsanlage für das Ablesen vor. Sie war mit einem roten Lichtfilter versehen.

Die Messungen wurden wie folgt angestellt: Das Kathetometer wurde scharf eingestellt auf ein Hypokotyl (mit Hilfe der Makrometerschraube M); danach stellt man mit der Stellschraube (Schr) den Streifen O des Okularmikrometers ($s^1$) auf die Unterseite des Stanniol-

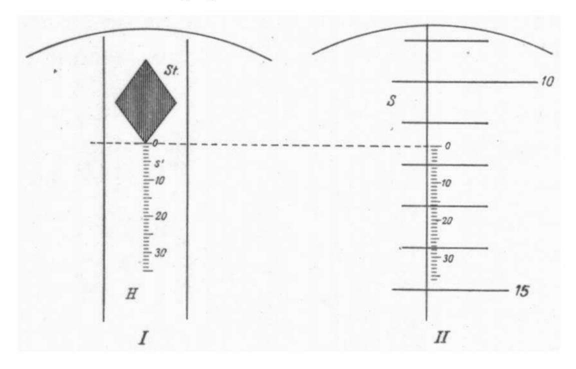



Abb. 4. Bilder, welche man im Gesichtsfeld des Kathetometers wahrnimmt; I, wenn man das Kathetometer auf die Unterseite einer Marke an einem Hypokotyl einstellt; II, wenn man abliest. Erklärung der Buchstaben im Text.

streifens (St) ein. (Siehe Abbildung 4 I). Jetzt verschiebt man das Kathetometer über (R), bis man die Skala (S) im Gesichstfeld hat. (Siehe Abbildung 4 II.) Mit Hilfe der Skala ($s^1$) des Okularmikrometers liest man jetzt den Stand des Kathetometers auf der Skala (S) ab, und notiert die Zeit. In Abbildung 4 II ist dieser Stand 12 — 4 d. h. 12 Skalentiele der Skala (S) — 4 Skalenteile der Skala ($s^1$). 1 Skalenteil des Okularmikrometers = 1/11 Skalenteile der Skala (S) = 0.045 mm. Dass die in dieser Weise ausgeführten Messungen für meine Zwecke ausreichend genau sind, geht schon aus den Abbildungen 5 und 6 hervor.

## 8. Wachstum und Wachstumsverteilung im Dunkeln.

*(Hierzu Abb. 5; Tab. I).*

Wie normale, unverletzte dunkeladaptierte Pflanzen wachsen, ist aus Abb. 5, Kurve N, zu ersehen. In dieser Abbildung ist der stündliche Längenzuwachs der Hypokotylen auf der Ordinate und die Zeit auf der Abszisse eingetragen worden. Die Kurven sind zusammengestellt aus mehreren einander sehr ähnlichen Wachstumskurven. Von 11 Uhr bis 1 Uhr ist stündlich wahrgenommen worden, später alle 7 Stunden; zusammen ist das Wachstum hier also während 36 Stunden beobachtet worden. Das Wachstum bleibt während der ersten 15 Stunden ziemlich konstant, später nimmt es etwas ab. *Die stündliche Verlängerung der normalen Hypokotylen beträgt etwa 1 mm,* ist also gleich gross wie bei etwa 5 Tagen alten Avena-koleoptilen (Went, 1928).

Schneidet man die beiden Kotyledonen ab (Pfeil), so tritt eine Wachstumshemmung ein, aber das Wachstum des Keimlings hört nicht auf. (Kurve K). Dekapitiert man den Keimling (Pfeil), so ist etwa 4 Stunden nach der Dekapitation das Wachstum praktisch völlig gehemmt (Kurve D). Wie steht es mit der Wachstumsverteilung? Betrachten wir hierzu Abbildung 6. Hierin ist ein dunkeladaptierter *Raphanus*-Keimling mit 4 Marken versehen worden. Marke I war oben an der Hypokotylspitze, II, III und IV waren 3, 7.3 und 26.3 mm unterhalb I angeheftet worden. Wir ersehen sofort, dass das Wachstum gemessen an der Marke 26 mm unterhalb der Spitze, noch erheblich ist. Die basalen 2½ cm des Hypokotyls wachsen also noch erheblich.

In Tabelle I (S. 620) ist das Zonenwachstum von unverletzten dunkeladaptierten Keimlingen wieder gegeben worden. Hieraus geht klar hervor, dass hier von einer ausgeprägten Wachstumszone, direkt unterhalb der Spitze

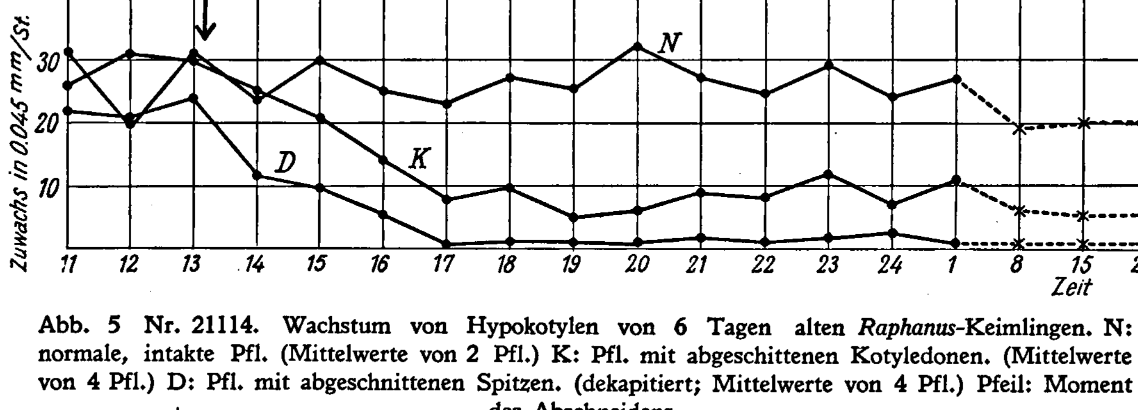



Abb. 5 Nr. 21114. Wachstum von Hypokotylen von 6 Tagen alten *Raphanus*-Keimlingen. N: normale, intakte Pfl. (Mittelwerte von 2 Pfl.) K: Pfl. mit abgeschittenen Kotyledonen. (Mittelwerte von 4 Pfl.) D: Pfl. mit abgeschnittenen Spitzen. (dekapitiert; Mittelwerte von 4 Pfl.) Pfeil: Moment des Abschneidens.

keine Rede ist. *Das Wachstum ist vielmehr über das ganze Hypokotyl verteilt.*

### 9. Regeneration des Wachstums.

*(Hierzu: Abb. 6 und 7; Tab. II und III).*

Betrachten wir Abbildung 6 abermals. Direkt nach der Messung um 13 Uhr sind die Kotyledonen abgeschnitten worden (Pfeil). Die oberen Zonen stellen bald hierauf ihr Wachstum ein. In der basalen Zone tritt anfangs gar keine Hemmung auf. Um 18 Uhr fängt auch die Kurve IV zu fallen an, aber die Kurven I, II und III fallen nicht mehr. Die oberen Zonen fangen also wieder schneller zu wachsen an. Auch beginnen die Kurven wieder auseinander zu laufen.

Um diese Erscheinung genauer zu untersuchen, wurde folgender Versuch angestellt. Die Hypokotyle einer Serie *Raphanus*-Keimlinge wurden mittels Stanniolstreifen in 3 Zonen verteilt und zwar eine obere Zone unmittelbar unterhalb der Spitze, eine Mittelzone, und eine untere Zone. Die Längen der Zonen sind ungefähr 6, 7 und 15 mm; genaue Angaben hierüber findet man in Tabelle II. Danach entfernte ich die Kotyledonen und bestimmte mit Hilfe des Kathetometers die Längen der Zonen. 9 Stunden nach dem Abschneiden wurden die Längen wieder gemessen. Die in dieser Weise gefundenen Zuwachswerte, umgerechnet für 10 Stunden in % der Anfangslängen, sind in Tabelle II eingetragen worden. Es ergibt sich hieraus, dass *sich während der ersten 9 Stunden nach dem Abschneiden der Kotyledonen die oberen Zonen am wenigsten verlängeren und die unteren Zonen am meisten.* Bei der normalen unverletzten Kontrollpflanze sind dergleichen Unterschiede nicht vorhanden.

Bestimmen wit jetzt den Zuwachs *während den nächsten 11 Stunden, so ergibt sich, dass die oberen Zonen schneller zu wachsen angefangen haben, während die unteren Zonen*

*weniger Zuwachs aufweisen.* Bei der Kontrollpflanze wuchsen alle Zonen weniger schnell.

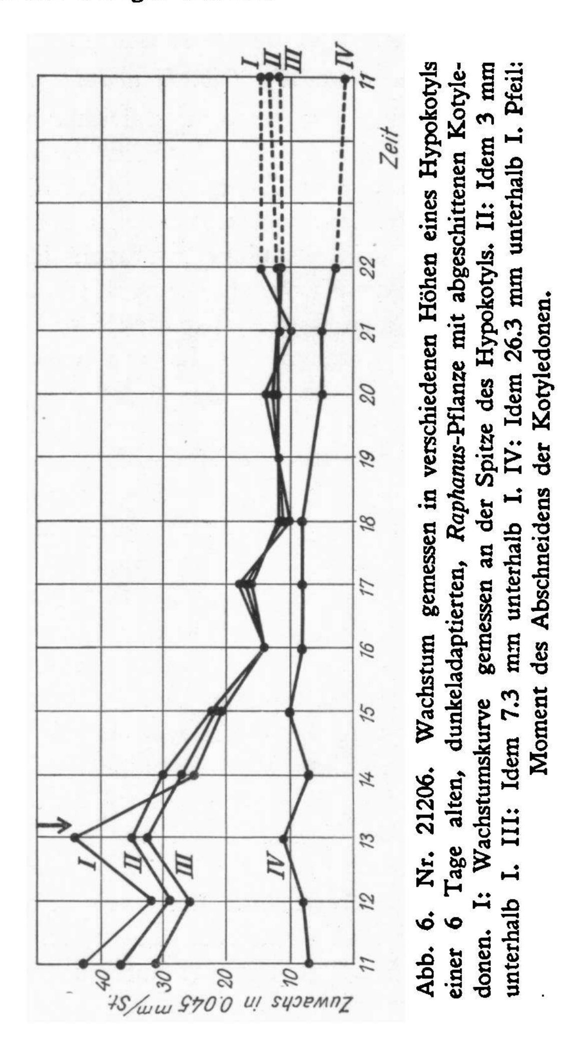



Abb. 6. Nr. 21206. Wachstum gemessen in verschiedenen Höhen eines Hypokotyls einer 6 Tage alten, dunkeladaptierten, *Raphanus*-Pflanze mit abgeschittenen Kotyledonen. I: Wachstumskurve gemessen an der Spitze des Hypokotyls. II: Idem 3 mm unterhalb I. III: Idem 7.3 mm unterhalb I. IV: Idem 26.3 mm unterhalb I. Pfeil: Moment des Abschneidens der Kotyledonen.

In Abb. 7 sind die Mittelwerte der Ergebnisse von Tabelle II abermals graphisch dargestellt worden. Klar

geht hieraus hervor, dass sich während der ersten 9 Stunden nach dem Abschneiden der Kotyledonen, die obere Zone am wenigsten und die untere Zone am meisten verlängert. 9—20 Stunden nach dem Abschneiden der Kotyledonen ist die obere Zone erheblich schneller zu wachsen begonnen während die untere Zone etwa 50 % weniger gewachsen ist Die Mittelzone nimmt eine Zwischenstellung ein.

Wenn das Wiedereinsetzen des Wachstums in der oberen Zone wirklich eine Folge von dem Wiedereinsetzen des Wuchsstoffproduktionsvermögens der Hypokotylspitze ist, so muss dieses durch direkte Wuchsstoffmessungen bestätigt werden können.

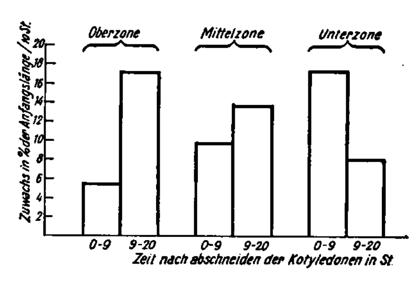



Abb. 7. Nr. 21209. Wiedereinsetzen des Wachstums in den oberen Teilen des Hypokotyls nach Abschneiden der Kotyledonen. Länge der Zonen: siehe Tabelle II. Mittelwert von 5 Pfl. 6 Tage alte, dunkeladaptierte *Raphanus*-Pfl.

Von einer Serie dunkeladaptierter Pflanzen wurden die Kotyledonen abgeschnitten. 3 Stunden später wurden 1 cm lange Spitzen von den Hypokotylen abgeschnitten und während 4 Stunden auf Agarwürfelchen gesetzt. Von einer anderen Serie derselben Pflanzen, wovon schon vor 15 Stunden die Kotyledonen entfernt worden waren, wurden ebenfalls 1 cm lange Spitzen abgeschnitten und auch während 4 Stunden auf Agar gesetzt. Welche Krümmungen die Wuchsstoffagarwürfelchen beider Serien veranlassen können geht aus Tabelle III hervor. Es zeigt sich also, dass tatsächlich während der zweiten zehn Stunden nach Entfernung der Kotyledonen, die Spitzen der letzteren Serie mehr Wuchsstoff abzugeben vermögen als während der ersten zehn.

In Abb. 6 haben wir gesehen, dass etwa 2 Stunden nach dem Abschneiden der Kotyledonen das Wachstum in den oberen 7 mm des Hypokotyls ganz aufgehört hat. Die Kurven I, II und III fallen ja von 15 bis 18 Uhr vollkommen zusammen.

TABELLE III

| Nr. | Zeit nach Entfernung der Kotyledonen | Aus den Spitzen abgegebene Wuchstoffmenge (Mittelwerte aus 12 Sp.) |
|---|---|---|
| 21108 | 3— 7 Stunden | 1.4 ± 0.8 |
| | | 1.9 ± 1.1 |
| | 15—19 Stunden | 4.3 ± 1.0 |
| | | 4.5 ± 1.4 |

Obige Tatsachen machen es also sehr wahrscheinlich, *dass in der intakten Pflanze nur die Kotyledonen den Wuchsstoff liefern und dass die Spitze des Hypokotyls nur Wuchsstoff zu produzieren anfängt, wenn die Kotyledonen abgeschnitten worden sind.*

Wie bei *Avena* übernimmt auch hier ein „fremdes" Gewebe die Funktion, um Wuchsstoff zu produzieren, wenn das ursprüngliche Wuchsstoff produzierende Gewebe entfernt worden ist. Bei *Raphanus* ist nur das Gewebe in der 3 bis 4 mm langen Hypokotylspitze imstande das Wuchsstoffproduktionsvermögen zu regenerieren. Entfernt man diese Spitze, so hört das Wachstum völlig auf, wie aus Abb. 5, Kurve D, zu ersehen ist. Die Wachstumsgeschwindigkeit dieser dekapitierten Pflanzen ist während langer Zeit noch nicht ganz O, nicht immer ist dieses der Fall. Es handelt sich hier offenbar um den Einfluss der Länge der abgeschnittenen Spitze. Auch bei *Avena* haben verschiedene Forscher (Tsi Tsung Li, 1930; Söding, 1929; siehe weiter Du Buy & Nuernbergk, 1932 S. 523) darauf hingewiesen das die Regeneration des

Wachstums stattfindet in Abhängigkeit von dem apikalen Abstand, in dem dekapitiert worden ist.

Aus Obigem geht also hervor, wie vorsichtig man sein muss, wenn man Schlüsse aus dem Verlauf von Totalwachstumskurven ziehen will, ohne dass man den Verlauf der Wachstumsverteilung kennt. So untersuchte Fliry (1932) die Wirkung des Abschneidens der Keimblätter auf die Hypokotylstreckung von *Helianthus*. Aus Messungen des totalen Wachstums ergab sich, dass eine Wachstumshemmung eintrat, die aber bald wieder aufgehoben wurde. Sie folgerte hieraus, dass die Keimblätter ohne besondere Bedeutung für das Wachstum des Keimlings sind. Dass dergleiche Schlussfolgerungen nicht stichhaltig zu sein brauchen, bedarf wohl keiner Darlegung mehr.

Ebenso wäre es unmöglich gewesen nur aus dem Verlauf der Kurve K in Abbildung 5 auf das Wiedereinsetzen des Wuchsstoffproduktionsvermögens schliessen zu können.

Jetzt bedarf es noch einer Erklärung, warum die Kurve K nicht eine Wachstumsgeschwindigkeit O aufweist, wie Kurve D z.B. um 17 Uhr, einem Augenblick also, wo die Regeneration noch nicht eingesetzt hat. Wenn eine Pflanze dekapitiert wird, so entfernen wir Kotyledonen und Hypokotylspitze. Beim Entfernen dieser Spitze beseitigen wir nicht nur ein regenerierfähiges Gewebe, sondern ebenfalls ein sehr wuchsstoffhaltiges Gewebe, wie aus § 25 hervorgeht. Es ist eben diese zuletzt genannte Tatsache, welche klar macht, warum die Pflanzen mit abgeschnittenen Kotyledonen nie in einen Zustand kommen, wo das ganze Wachstum aufgehört hat. Bevor aller in der Pflanze anwesende Wuchsstoff aufgebraucht worden ist, hat die Spitze schon wieder angefangen Wuchsstoff zu produzieren.

## 10. Licht hemmt das Längenwachstum erheblich.

*(Hierzu: Abb. 8 und 9).*

Wir nehmen 2 Serien von *Raphanus*-Keimlingen, heften

an die Spitze und and die Basis jedes Hypokotyls Stanniolstreifen, und messen hiernach dem Abstand zwischen diesen beiden Marken. Eine Serie lassen wir in der Dunkelkammer stehen und die andere Serie beleuchten wir in der oben angegebenen Weise allseitig (2 Lampen). Nach einer bestimmten Zeit misst man beide Serien wieder.

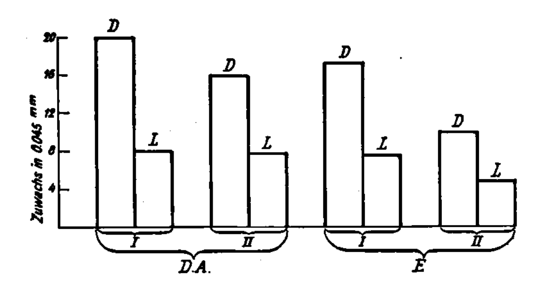



Abb. 8. Nr. 30111. Dunkel- und Lichtwachstum während 2 St. von 14 mm langen Zonen der Hypokotyle von dunkel adaptierten und etiolierten Pflanzen. D: Wachstum im Dunkeln. L: Wachstum im Lichte. DA: an Dunkelheit adaptierte Pflanzen. E: ganz im Dunkeln aufgezogene Pflanzen. I: Obere Zone. II: Zone unmittelbar darunter I. Hypokotyle von 6 Tagen alten *Raphanus*-Keimlingen. Mittelwert von 12 Pfl.

Die Differenz beider Messungen ist der Längenzuwachs. Es ergab sich aus solchen Versuchen immer, dass der Zuwachs im Lichte erheblich kleiner ist als der Zuwachs im Dunkeln.

In Abb. 8 ist ein solcher Versuch wiedergegeben worden. Hier waren aber die Hypokotyle mittels Stanniolstreifen in 2 Zonen (I und II in Abb. 9) verteilt worden. Jede Zone hatte eine Länge von 14 mm. Nicht nur wurde das Wachstum im Lichte und im Dunkeln an dunkeladaptierten Pflanzen (D.A.) bestimmt, sondern auch an etiolierten Pflanzen (E). Die Pflanzen standen während

des Versuchs nicht in Erde, wie bei den bisherigen Wachstumsmessungen, sondern die Keimlinge waren abgeschnitten worden, und standen in diesem Zustand schon etwa während 10 Stunden vor dem Anfang des Versuchs in rechtwinklig gebogenen Glasröhrchen (Abb. 9), welche mit Wasser gefüllt waren. Bei den Versuchen in Abschnitt VI ist immer mit abgeschnittenen Hypokotylen gearbeitet worden, weil diese beim Abschneiden der Kotyledonen kein Wasser aus den Schnittflächen pressen und so das Aufsetzen von wuchsstoffhaltigen Agarblöckchen ermöglichen.

Aus Abb. 8 ergibt sich erstens, dass im Dunkeln die Zonen I und II der dunkeladaptierten Pflanzen zusammen während 2 Stunden 20 + 16 also 36 Skalenteile (des Okularmikrometers) wachsen. In Abb. 5 haben wir gesehen dass eine ganze dunkeladaptierte, 6 Tage alte, unverletzte Pflanzen etwa 25 Skalenteile pro Stunde zu wachsen vermag. Hieraus geht also hervor, dass die abgeschnittenen Pflanzen keinenfalls erheblich weniger wachsen als die nicht abgeschnittenen, in Erde wachsenden Pflanzen. Zweitens ersehen wir aus der Abbildung, dass die etiolierten Pflanzen etwas weniger wachsen als die dunkeladaptierten Pflanzen. Drittens ergibt es sich, wie erheblich (über 50 %) die Wachstumshemmung der beiden Zonen unter Einfluss des allseitigen Lichtes ist. Sowohl bei etiolierten als bei dunkeladaptierten Hypokotylen ist der Prozentsatz des Lichtwachstums in Hinsicht auf das Dunkelwachstum ungefähr gleich gross.

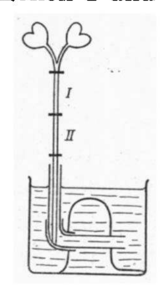


Abb. 9. Schema eines abgeschnittenen und in ein Glassröhrchen gestellten *Raphanus*-Keimlings.

## 11. Schlussfolgerungen.

Das Wachstum der *Raphanus*-Hypokotyle ist nicht etwa auf die Spitzenregion beschränkt, sondern ist über das ganze Organ verteilt.

*Während des normalen Wachstums liefern nur die Kotyledonen den Wuchsstoff. Wenn diese abgeschnitten worden sind, fängt nach einer bestimmten Zeit (höchstens 5 Stunden nach dem Abschneiden), die Hypokotylspitze Wuchsstoff zu produzieren an.* Das Wachstum von Hypokotylen deren Spitze man ganz entfernt hat, wird völlig eingestellt.

*Licht hemmt das Längenwachstum, nicht nur in den apikalen Teilen sondern auch in den mehr basalen Teilen des Hypokotyls.* Diese Hemmung ist, in Hinsicht auf das Wachstum im Dunkeln, bei etiolierten und bei dunkeladaptierten Pflanzen etwa gleich gross.

## ABSCHNITT III.

## DIE PRODUKTION DES WUCHSSTOFFES.

### 12. Methode.

In Abschnitt II haben wir gesehen, dass der für das Wachstum benötigte Wuchsstoff von den Kotyledonen geliefert wird. Um diese Wuchsstoffmengen quantitativ zu bestimmen, wandte ich eine Methode an die prinzipiell der Agarwürfelchenmethode von F. W. Went ähnlich ist. Nach dieser Methode bringt man die Schnittflächen der auf Wuchsstoff zu analysierenden Organe in Kontakt mit 3 %-Agar-Agarplättchen. Der Wuchsstoff diffundiert dann in das Agarplättchen. Diese Wuchsstoffagarplättchen setzt man darauf einseitig auf dekapitierte *Avena*-Koleoptilen. Gelangt nun aus den Wuchsstoffagarplättchen mehr Wuchsstoff in diese Seite der Koleoptilen, als dort vorher schon nach der Dekapitation anwesend war, so wird diese Seite schneller wachsen als die andere, nicht mit Wuchsstoffagar versehene. Die Koleoptilen krümmen sich infolgedessen. Diese sogenannten Wuchsstoffkrümmungen sind, innerhalb bestimmter Grenzen, der Wuchsstoffmenge proportional. (Went, 1928; Van der Wey 1931). Eine zusammenfassende Beschreibung der Analyse des Wuchsstoffes findet

man in Kostytschew/Went, 1931, p. 285 und Du Buy & Nuernbergk, 1932, p. 476. Dort findet man auch die übrige Literatur.

Nicht die ganze Wuchsstoffmenge wird von den Koleoptilen aus den Wuchsstoffagarwürfelchen aufgenommen. Aus Untersuchungen von Du Buy (1931) und Thimann und Bonner (1932) wissen wir, dass Wuchsstoffagarwürfelchen, welche schon Wuchsstoffkrümmungen auf Koleoptilen verursacht haben, auf andere Koleoptilen gesetzt, wieder Krümmungen verursachen können. Die zweite Krümmung ist immer geringer als die erste. Thimann & Bonner fanden, dass die Wuchsstoffmenge während der ersten Krümmung mit etwa 15 % abgenommen hatte (Zeit 110 Minuten; Würfelchen 10.7 mm³) Sie schlossen auf Grund von Experimenten und Berechnungen, dass, bei gleicher Ausgangskonzentration des Wuchsstoffes, die Differenz zwischen erster und zweiter Krümmung grösser wird, je kleiner das Volumen der Würfelchen ist.

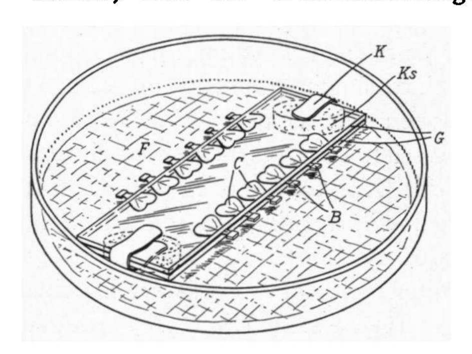


Abb. 10. Erklärung im Text.

Wenn wir wissen, das Went mit kleineren Würfelchen als Van der Wey gearbeitet hat, so ist es uns jetzt weniger unklar, warum die Ergebnisse Wents (1928), welche ein Antwort zu geben suchten auf die Frage: ist die absolute Menge oder die Konzentration des Wuchsstoffes in den Würfelchen bestimmend für die Grösse einer Wuchsstoffkrümmung?, nicht mit denjenigen von Van der Wey (1932) übereinstimmen. Went sagt (p. 38 ff); „Die Krümmung ist bei gleicher und bei ungleicher Würfelgrösse der absoluten Menge des Wuchs-

stoffes proportional". Van der Wey (p. 395ff) dahingegen erklärt: „Bei gleichgrosser Kontaktfläche des Würfelchens mit der Koleoptile ist die Krümmungsgrösse fast ausschliesslich von der Konzentration des Wuchsstoffes und nur sehr wenig von dessen absoluter Menge abhängig".

Es bleibt immerhin merkwürdig wie ähnlich die Krümmungszahlen sind, welche Van der Wey (S. 394ff) mit Würfelchen von 3.6 $mm^3$ und 0.9 $mm^3$ und gleicher Konzentration des Wuchsstoffes erhielt. [1])

Um die Wuchsstoffanalyse mittels der Agarwürfelchenmethode auch für *Raphanus*-Kotyledonen zugänglich zu machen, hatte ich darauf zu achten, dass erstens die Kotyledonen nicht transpirieren und somit den Agarwürfelchen kein Wasser entziehen können, zweitens die Agarwürfelchen nicht eintrocknen. Ausserdem war es unmöglich, die Kotyledonen wie Spitzen, auf Agar zu setzen und darum haftete ich die Agarplättchen einfach an den Schnittflächen der Kotyledonen an (Abb. 10). Transpirieren der Kotyledonen verhinderte ich dadurch, dass die abgeschnittene Kotyledonen in Wasser gelegt wurden (etwa 5—10 Minuten), wonach sie mit der Lamina zwischen zwei Objektträger (G) kamen. Diese Objektträger wurden mittels zweier schwacher Messingklemmen (K) zusammengehalten. Damit die Agarplättchen nicht austrockneten, führte ich die Extraktion in einer Petri-Schale aus, deren Boden mit feuchtem Filtrierpapier (F) bedeckt worden war. In der Abbildung ist der Deckel der Schale, deutlichkeitshalber, nicht gezeichnet worden. Zwischen Boden der Schale und den Objektgläsern befanden sich zwei Korkscheiben (Ks), welche verhindern sollten, dass die Würfelchen mit dem Filtrierpapier in Berührung kämen.

---

[1]) Nach Du Buy (1931, S. 287) ist die Krümmung abhängig von der absoluten Wuchsstoffdifferenz an Vorder- und Hinterseite.

Wenn die Agarwürfelchen eine bestimmte Zeit mit den Kotyledonen in Kontakt gewesen waren, entfernte ich die Würfelchen, wonach diese auf ihre Wuchsstoffmenge analysiert wurden.

### 13. Einfluss der Zeit auf die abgegebenen Wuchsstoffmengen.

*(Hierzu: Abb. 11; Tab. IV).*

Schneidet man Spitzen von *Avena*-Koleoptilen ab und setzt sie 1, 2, 3 usw. Stunden lang auf dasselbe Agarplättchen, so ergibt sich, dass nach ungefähr 2 Stunden die aufgefangene Wuchsstoffmenge konstant bleibt. (Du Buy 1931). Die Konzentration des Wuchsstoffes im Agar nahm also nicht mehr zu. Bringt man dahingegen die Spitzen alle 2 Stunden auf ein neues Agarblöckchen, so sieht man, dass dieselbe Spitze ihr Produktionsvermögen während etwa 8 Stunden aufrechterhält. Van der Wey (1931) erhielt bei *Zea Mays*-Koleoptilen ähnliche Ergebnisse.

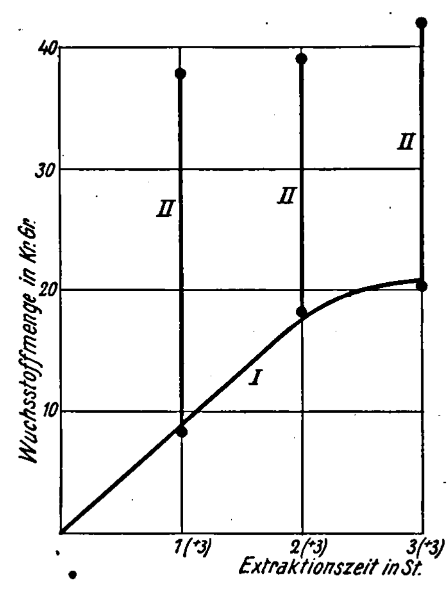



Abb. 11. Nr. 20624. Wuchsstoffabgabe in Abhängigkeit von der Extraktionszeit. II: die Wuchsstoffmenge welche während einer zweiten Extraktion von 3 Stunden Dauer, in ein neues Würfelchen gelangt. Kotyledonen von im Gewächshaus gezüchteten 6 Tage alten Raphanus-Keimlingen.

Wenn man eine Serie *Raphanus*-Kotyledonen während 1, 2 und 3 Stunden mit denselben

Agarblöckchen in Kontakt lässt, so zeigt es sich (Abb. 11, Kurve I und Abb. 14) dass bis zu einer Extraktionszeit von etwa 2—2½ Stunden hin die abgegebenen Wuchsstoffmengen der Zeit proportional sind. Bei längeren Zeiten als ungefähr 2½ Stunden läuft die Produktions-Kurve allmählich der Abszisse parallel (siehe auch Abb. 12). Ich erhielt hier mit Raphanus-Kotyledonen also ähnliche Ergebnisse wie Du Buy und Van der Wey mit Koleoptilspitzen von Gramineen-Keimlingen.

Dass die Kotyledonen nach einem ersten Extraktionsversuch noch immer grosse Wuchsstoffmengen enthalten, geht aus Abb. 11 hervor. Die Länge der mit Index II versehenen Linien repräsentieren die Wuchsstoffmengen, welche von den Kotyledonen in eine zweite Serie Agarblöckchen abgegeben worden sind (hier immer während 3 St.). In Tabelle IV [1]) sind die Ergebnisse von dreimal wiederholter Extraktion mit verschiedenen Extraktionszeiten reproduziert worden. Selbst in das dritte Würfelchen gelangt noch eine erhebliche Wuchsstoffmenge.

## 14. Wuchsstoffproduktion etiolierter und im Gewächshaus gezüchteter Pflanzen.

*(Hierzu: Abb. 12; Tab. V).*

In Abb. 12 sind die abgegebenen Wuchsstoffmengen aus Kotyledonen von im Gewächshaus gezüchteten (G) und etiolierten (E) Pflanzen graphisch dargestellt worden. Die Pflanzen waren 8 Tage alt, d.h. 8 Tage vorher gesät worden. Man ersieht aus der Abbildung augenblicklich, dass die Gewächshauspflanzen erheblich mehr Wuchsstoff abgeben als die etiolierten Pflanzen.

Aber nicht immer sind die Kotyledonen der etiolierten

[1]) Rektifikation: In einer früheren Mitteilung (Van Overbeek 1932) steht leider in Tabelle I, S. 1326 ein Irrtum. Das dritte Mal (third 3 hours) ist nämlich nicht während 3 Stunden extrahiert worden, sondern nur während 1 St.

Pflanzen wuchsstoffärmer. Es zeigte sich nämlich, dass sehr junge Kotyledonen von etiolierten und Gewächshauspflanzen, ziemlich grosse und etwa gleiche Wuchsstoffmengen abgeben (Tab. V Nr 20606) Die Extraktionszeit war immer 3 Stunden. Wie sich aus der Tabelle ergibt verlieren die etiolierten Pflanzen aber mit zunehmendem Alter ziemlich schnell das Vermögen um Wuchsstoff abzugeben. 9 Tage alte etiolierte Pflanzen enthalten gar keinen Wuchsstoff mehr.

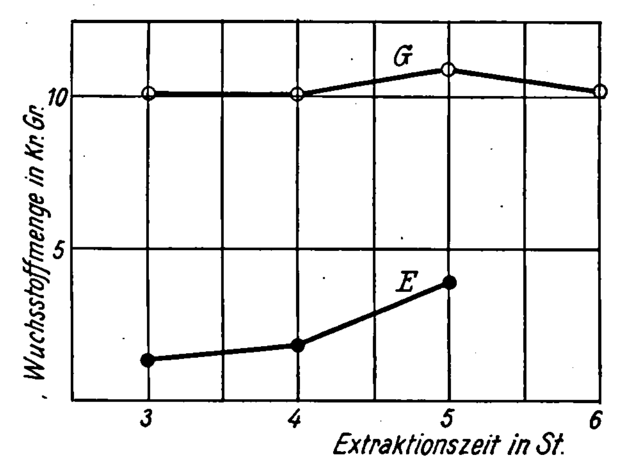



Abb. 12. Nr. 20615. Unterschied in Wuchsstoffabgabe der Kotyledonen von etiolierten und im Gewächshaus gezüchteten Pflanzen. Alter: 8 Tage. Raphanus-Keimlinge.

Gewächshauspflanzen dahingegen, geben in diesem Alter noch eine Wuchsstoffmenge von 8° in die Würfelchen ab. Sogar bei 19 Tage alten Gewächshauspflanzen lässt sich noch eine gut zu bestimmende Wuchsstoffmenge nachweisen.

Es ist also sehr wahrscheinlich, dass bei den etiolierten Keimlingen eine bestimmte Menge „Reservewuchsstoff" aufgebraucht wird. Kögl und Haagen Smit haben in vielen Samen „Wuchsstoff" nachweisen können. Dieser

„Wuchsstoff" ist dort jedoch in unwirksamer Form vorhanden, und nur mittels Verseifung (Lipase) nachzuweisen. Das Verhalten der Gewächshauspflanzen wird uns in den folgenden Paragraphen deutlich werden.

Du Buy und Nuernbergk (1932) haben die Wuchsstoffabgabe in Abhängigkeit von dem Alter an *Avena*-Koleoptilen untersucht (S. 491ff). Auch hier produziert die Koleoptilspitze beim Erreichen eines bestimmten Alters (hier: 8 Tage) keinen Wuchsstoff mehr. Bei den etiolierten Avena-Koleoptilen ist aber die Wuchsstoffabgabe während eines grossen Teils des Wachstums praktisch konstant, um bei einem Alter von etwa 7 Tagen sehr schnell abzunehmen. Bei etiolierten Raphanus verringert sich dagegen die Wuchsstoffabgabe der Kotyledonen mit zunehmendem Alter allmählich.

## 15. Beleuchtung der Kotyledonen während der Extraktion beeinflusst die abgegebenen Wuchsstoffmengen nicht.

*(Hierzu: Abb. 13; Tab. VI).*

Bei allen bisher mitgeteilten Versuchen setzte ich die Petri-Schalen mit den mit Agarblöckchen versehenen Kotyledonen, beim Anfang der Extraktion in das Dunkelzimmer. Dies geschah weil man in dieser Weise sehr bequem die Extraktion unter Konstanz der Aussenbedingungen verlaufen lassen kann. Man könnte sich aber die Frage vorlegen, wie das Licht die Wuchsstoffabgabe beeinflusst. Dazu stellte ich den folgenden Versuch an. Von dunkeladaptierten Pflanzen wurden die Kotyledonen abgeschnitten, zwischen zwei Objektträger gelegt und schliesslich mit Agarwürfelchen versehen. Zwei Petri-Schalen (24 Kotyledonen) liess ich im Dunkelzimmer stehen (Extraktionszeit: 3 St.). Eine andere Serie von 24 Kotyledonen wurden in den Thermostat gesetzt und dort während 1 Stunde mit den zwei Lampen beleuchtet,

worauf die Kotyledonen abermals 2 Stunden in das Dunkelzimmer kamen. Eine andere Serie wurde 2 Stunden beleuchtet und darauf 1 Stunde in das Dunkelzimmer gesetzt. Schliesslich wurde eine Serie während der ganzen Extraktionszeit von 3 Stunden beleuchtet. Die Ergebnisse dieser Versuchen gehen klar aus Abb. 13 hervor. *Licht beeinflusst also die Wuchsstoffabgabe der Kotyledonen, während der Extraktion nicht.* Tabelle VI gibt einen ähnlichen Versuch wieder. Hier ist aber während der ganzen Extraktionszeit beleuchtet worden.

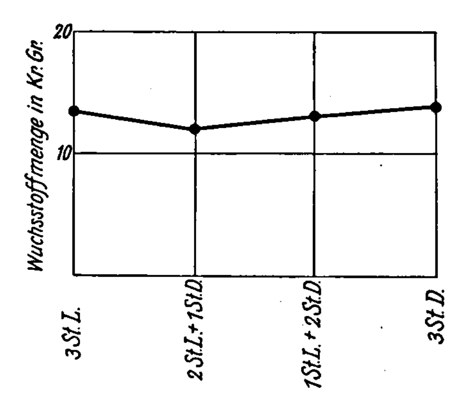



Abb. 13. Nr. 20909. Die Wuchsstoffabgabe der Kotyledonen ist unabhängig von Beleuchtung während der Extraktion. Zeit: 3 St. Kotyledonen von dunkeladaptierten, 6 Tage alten Raphanus Keimlingen.

## 16. Eine Beleuchtung der intakten Kotyledonen vor der Extraktion beeinflusst im Anfang die Wuchsstoffproduktion nicht.

*(Hierzu: Abb. 14).*

Went Jr beleuchtete Spitzen von *Avena*-Koleoptilen und zeigte, dass die von den Koleoptilspitzen abgegebenen Wuchsstoffmengen unter Einfluss der Beleuchtung abnahmen. Mittels dieser Verringerung suchte er die sogenannte Spitzenreaktion (lange Reaktion) zu erklären (Went 1928 S. 91). In dem vorhergehenden Paragraphen haben wir gesehen, dass Licht die Wuchsstoffproduktion abgeschnittener Kotyledonen nicht beeinflusst. Eine Verringerung des Produktionsvermögens der Kotyledonen im Sinne Wents

habe ich also in dieser Weise nicht nachweisen können.

Da Went aber schon die Koleoptilen beleuchtete, bevor er dekapitierte und Wuchsstoff aus den Spitzen auffing, prüfte ich, ob vielleicht eine der Extraktion vorangehende Beleuchtung eine Produktionsverringerung verursacht. In

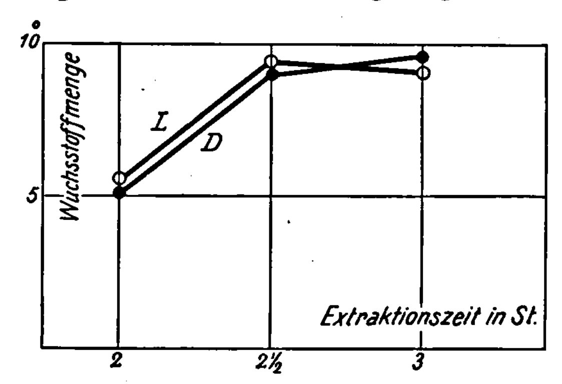



Abb. 14. Nr. 30119. Eine Vorbeleuchtung von 2 St. hat keinen Einfluss auf die Wuchsstoffabgabe der Kotyledonen. L: vorbeleuchtete, D: nicht vorbeleuchtete, dunkeladaptierte, 6 Tage alte Raphanus Keimlinge.

Abb. 14 ist ein Versuch graphisch dargestellt worden, wobei eine Serie intakter Pflanzen während 2 Stunden im Thermostaten vorbeleuchtet worden war. Die danach folgende Extraktion fand im Dunkelzimmer statt. Man sieht, dass die von den Kotyledonen der vorbeleuchteten Pflanzen (L) und den Kotyledonen der unvorbeleuchteten Pflanzen (D) abgegebenen Wuchsstoffmengen vollkommen gleich sind.

## 17. Dunkeladaptation hat eine Verringerung der Wuchsstoffproduktion zur Folge.

*Hierzu: Abb. 15 und Tab. VII).*

In den vorigen Paragraphen haben wir gesehen, dass das Licht keine hemmende Wirkung auf die Wuchsstoff-

produktion der *Raphanus*-Kotyledonen ausübt. Sobald aber, das Licht eine lange Einwirkungsdauer und höhere Intensität (z.B. Tageslicht) hat, so vermag es das Produktionsvermögen oftmals erheblich zu steigern.

Wenn man während etwa 15 Stunden eine Serie *Lepidium*-Keimlinge, welche sich im Gewächshaus befinden und

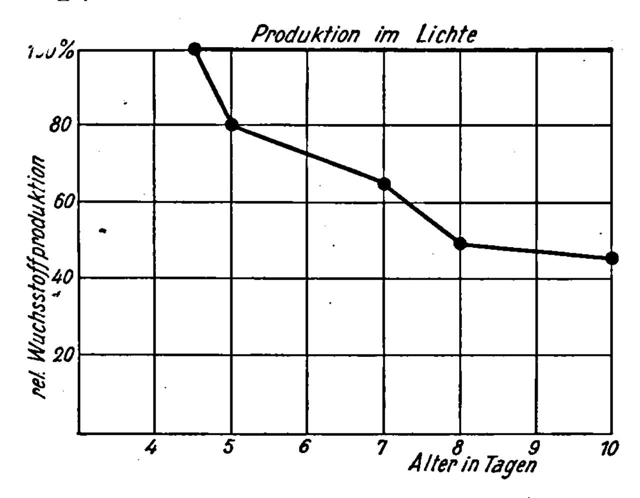



Abb. 15. Abnahme der Wuchsstoffproduktion von Raphanus-Kotyledonen nach Dunkeladaptation in Abhängigkeit vom Alter. 100 % repräsentiert die Produktion im Lichte.

dort auch gezüchtet worden sind, mit einer schwarzen Hülle abdeckt, dann ergibt sich, dass die Produktion der Kotyledonen der abgedeckten Pflanzen erheblich geringer ist als die der nicht abgedeckten, also im Tagesliche gebliebenen, Pflanzen. (Tab. VII) (vgl. auch Bernheim, 1930).

Auch kann man mit *Raphanus* experimentieren, und dann u.A. den folgenden Versuch machen. Man schneidet am Ende eines Tages die Kotyledonen einer Serie etwa 7 Tagen alten, im Gewächshaus gezüchteten Raphanus-Keimlingen ab. Hieraus extrahiert man während 2 ½ Stunden

Wuchsstoff. Die erhaltenen Wuchsstoffagarwürfelchen bewahrt man während der Nacht in einem Kühlschrank auf. Am nächsten Morgen in der Frühe, schneidet man von einer anderen Serie derselben Pflanzen die Kotyledonen ab und fängt wieder während 2½ Stunden Wuchsstoff in Agarwürfelchen auf. Schliesslich analysiert man die Würfelchen der beiden Serien Kotyledonen. Hierbei zeigte es sich immer, dass die Kotyledonen, welche am Ende des Tages abgeschnitten worden sind mehr Wuchsstoff abgeben als gene welche am Ende der Nacht abgeschnitten worden sind. (z.B. Versuch 20608. Wuchsstoffmenge am Ende d. Tages im Mittel: 7.3. Wuchsstoffmenge am Ende d. Nacht: 2). Auch bei *Raphanus* wirkt also Verdunkeln hemmend auf die Wuchsstoffproduktion der Kotyledonen.

Man muss aber bei derartigen Produktionsversuchen, und besonders bei jenen mit *Raphanus*, genau auf das Alter der Pflanzen acht geben, denn es hat sich herausgestellt, dass sehr junge Raphanus-Keimlinge nicht auf Verdunkeln mit Verringerung der Wuchsstoffabgabe reagieren (Abb. 15). In Tabelle VII sind in der vierten Spalte die Differenzen der von den dunkeladaptierten und im Lichte gebliebenen Pflanzen abgegebenen Wuchsstoffmengen und in der letzten Spalte das Alter der Pflanzen eingetragen worden. Wie man hieraus und aus Abb. 15 ersehen kann, gibt es nur sehr kleine oder gar keine Differenzen bei etwa 4½ Tage alten Raphanus-Keimlingen. Bei Keimlingen von 7—10 Tagen Alter, sind die von den dunkeladaptierten Pflanzen abgegebenen Wuchsstoffmengen etwa 50 % geringer als die von den im Tageslicht gebliebenen Pflanzen.

Bei Versuch Nr. 30215 habe ich einen Tag, nachdem die Hülle von den Pflanzen entfernt worden war und die Pflanzen daher wieder dem Tageslichte ausgesetzt waren, nochmals das Produktionsvermögen der Kotyledonen bestimmt. Der Wuchsstoff-Standard der Testkoleoptilen war

an beiden Tagen gleich gross. Die erhaltenen Werte sind zwischen Klammern in der dritten Spalte eingetragen worden. Man sieht, dass das Produktionsvermögen schon grösser geworden ist.

Diese Ergebnisse zeigen uns also, *dass in grünen, dem Tageslichte ausgesetzten Kotyledonen, eine Wuchsstoffproduktion unter Einfluss des Lichtes stattfindet.* Aus § 14 haben wir gesehen, dass im Dunkeln gezüchtete *Raphanus*-Keimlinge, nach Verlauf von 9 Tagen ihren „Reservewuchsstoff" aufgebracht haben. Die im Gewächshaus wachsenden Pflanzen enthielten nach 19 Tagen noch eine ziemlich grosse Wuchsstoffmenge in den Kotyledonen. Auch diese Tatsachen weisen auf Wuchsstoffproduktion unter Einfluss des Lichtes hin. *Bei jungen Keimlingen gibt es also offenbar 2 Wuchsstoffquellen, nämlich die Reserve aus dem Samen, und den unter Einfluss des Lichtes in den Kotyledonen, produzierten Wuchsstoff.* Es ist klar, dass mit zunehmendem Alter der Einfluss des Reservewuchsstoffes immer geringer wird. Eine ältere Pflanze ist daher abhängig von dem unter Lichteinfluss produzierten Wuchsstoff. Dieses erklärt vielleicht zum Teil die Ergebnisse Bernheims (1930), dass Verdunklung der Blätter eine starke Hemmung des Wachstums der Internodien zur Folge hat.

### 18. Schlussfolgerungen.

Eine Erklärung der Lichtwachstumsreaktion von *Raphanus* mittels verringerter Wuchsstoffproduktion ist absolut ausgeschlossen. Dunkeladaptation hat bei nicht allzu jungen Pflanzen, verringerte Wuchsstoffproduktion zur Folge.

## ABSCHNITT IV.

## DER TRANSPORT DES WUCHSSTOFFES.

### 19. Methode.

Welchen Einfluss allseitige Beleuchtung auf den Wuchsstofftransport ausübt, war bis jetzt noch eine offene Frage.

Um diesen Einfluss zu untersuchen, schnitt ich mit Hilfe des Koleoptilmikrotoms von Van der Wey (1932 S. 397, Abb. 1), aus möglichst gleichen, dunkeladaptierten Hypokotylen von *Raphanus*-Keimlingen eine Anzahl Zylinderchen von genau derselben Länge aus. Aus einem Hypokotyl wurde meistens nur ein Zylinder geschnitten, und zwar aus dem apikalen Teil. Jeder Zylinder wurde auf ein Agarplättchen gesetzt und die obere Schnittfläche mit einem auxinhaltigen Agarplättchen versehen. In Abbildung 16 ist das schematisiert worden. Damit die Zylinderchen nicht austrockneten, wurden die Transportversuche immer in Petri-Schalen, worin die Luftfeuchtigkeit 100 % war, ausgeführt.

Die Zylinder in den Transportversuchen Van der Weys (1932) hatten meistens eine Länge von 1 oder 2 mm. Bei meinen Versuchen handelte es sich darum, einen eventuellen Unterschied zwischen dem Transporte im Dunkeln und im Lichte aufzufinden. Darum entschloss ich mich, eine grössere Zylinderlänge zu wählen. Ist nämlich ein Unterschied in der, während einer bestimmten Zeit, transportierten Wuchsstoffmenge vorhanden, so kann man erwarten, dass dieser Unterschied der Zylinderlänge proportional ist. Meistens benutzte ich darum 6 mm lange Zylinder. Ausserdem ist das Arbeiten mit solchen Zylindern bequemer als das Arbeiten mit sehr kurzen Zylindern. Ferner ist auch die Möglichkeit von Versuchsfehlern bei grösseren Zylindern geringer als bei kleineren.

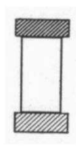


**Abb. 16.** Schema der Transportversuche; ein Hypokotylzylinderchen mit oben einem auxinhaltigen Agarwürfelchen und unten einem reinen Agarblöckchen.

Auch bei den Transportversuchen wurde immer mit Serien von 12 Objekten gearbeitet. In einer Petri-Schale standen also 12 Zylinder welche mit Agar und Wuchsstoffagar (wie in Abb. 16) versehen worden waren. Diese Zylinderchen standen auf einem Objektträger und zwar

möglichst weit auseinander, damit sie sich beim allseitigen Beleuchten nicht hinderten.

Eine Serie Zylinderchen wurde jetzt im Thermostat auf die drehende Scheibe gesetzt und allseitig beleuchtet. Die Lichtquelle bestand auch hier wieder aus 2 Lampen von 500 Watt, welche in 80 cm Entfernung vom Drehpunkte der Scheibe aufgestellt worden waren (Abb. 2). Eine andere Petri-Schale mit Zylinderchen blieb während des Versuchs in der Dunkelkammer. Nach einer bestimmten Zeit, Transportzeit genannt, wurde der Transportversuch beendet und der Wuchsstoffgehalt der unteren und auch oft der oberen Würfelchen bestimmt.

Dass in den letzten Jahren im Utrechter Laboratorium systematisch die Rolle, welche der Wuchsstoff beim Wachstumsprozess spielt, erforscht werden konnte, ist nicht am wenigsten den Fortschritten der chemischen Untersuchungen des Wuchsstoffs zu verdanken, welche im Utrechter organisch-chemischen Laboratorium von Kögl, Haagen Smit und Frl. Erxleben ausgeführt worden sind. (Kögl & Haagen Smit, 1931; Kögl, 1932, 1933; Kögl, Haagen Smit & Erxleben, 1933).

Da es die Absicht dieser Chemiker war, den Wuchsstoff rein darzustellen, wurde nach einem günstigen, also wuchsstoffreichen, Ausgangsmaterial gesucht. Harn erwies sich schliesslich als gutes Material, da es sich zeigte, dass menschlicher Harn etwa 2 Milligramm Wuchsstoff im Liter enthält. Aber nicht nur menschlicher Harn, sondern auch Pferdeharn enthält grosse Wuchsstoffmengen (Kögl, Haagen Smit & Erxleben, 1933 S. 250). Es ist auch gelungen, den reinen Wuchsstoff in Kristallen zu erhalten. Hierdurch war es möglich Wuchsstoff in jeder beliebigen Menge zu bekommen.

Wuchsstoff ist eine Säure und hat eine ausserordentlich

hohe physiologische Wirksamkeit. Für den Wuchsstoff- und zwar für die Säure [1]) — haben Kögl und Haagen Smit (1931) die Bezeichnung Auxin vorgeschlagen.

Bewahrt man reine aktive Auxinkristalle auf, so zeigt es sich, dass diese, auch beim Aufbewahren in Vakuum und unter Lichtausschluss, nach 1—2 Monaten ganz unwirksam geworden sind (Kögl 1933). Bei nicht von allen Beiprodukten befreitem Auxin ist dies nicht der Fall. Diese Rohkristallate oder Rohlösungen behalten viele Monate lang (im Kühlschrank aufbewahrt) ihre Aktivität.

Für physiologische Untersuchungen sind diese Rohprodukte also besonders geeignet. Herr Prof. Dr. F. Kögl und Herr Dr. A. J. Haagen Smit waren so freundlich, mir ein hochwirksames Rohkristallat zu überlassen, dafür bin ich diesen Herren sehr zu Dank verpflichtet. Das Rohkristallat war nach der Extraktion mit Petroläther entstanden, Ligroin-Extraktion hatte aber noch nicht statt gefunden (siehe z.B. Kögl, 1933, S. 18). Bei Wirksamkeitsbestimmungen mit Hilfe einer Lösung von bekanntem Auxingehalt, ergab es sich, dass 1 Milligramm dieses Rohkristallats 0.89 $\gamma$ [2]) Auxin in Wirksamkeit gleich zu setzen war. Mit Würfelchen von 3.6 $mm^3$ Grösse, gibt eine Lösung welche 12 $\gamma$ Auxin im Liter enthält, im Mittel eine Krümmung von 10°. In derselben Weise verursachen 13.5 Milligramme des Rohkristallats im Liter im Durchschnitt eine Krümmung von 10°.

Wenn in dieser Arbeit der Ausdruck vorkommt: die Konzentration war n°, dann soll das heissen, dass die 3 %-Agarwürfelchen von 3.6 $mm^3$ Volumen eine Auxinkonzentration haben von $n \times 1.35$ Milligramm Rohkristallat im Liter (Diese ist also aequivalent mit $n \times 1.2$ $\gamma$ Auxin im Liter).

---

[1]) Das neutral reagierende Auxinlacton ist nämlich auch wirksam.

[2]) 1 $\gamma$ = 1/1000 Milligramm.

So hatte ich Lösungen angefertigt von 30°, 100° und 250°, welche in Erlenmeyer-Kölbchen, im Kühlschrank, aufbewahrt wurden.

Aus Versuchen welche in § 25 und 26, 30 und 31 erörtert worden sind, geht hervor dass man mit Auxin ähnliche Ergebnisse erhält als mit dem Wuchsstoff der Pflanze. (vgl. auch Van Overbeek, 1932 S. 1330.)

## 20. Der Wuchsstofftransport erfolgt polar.

*(Hierzu: Tab. VIII.)*

Bekanntlich hat Went (1928, S. 57) an *Avena* gezeigt, dass der Transport des Wuchsstoffes polar erfolgt. Er schnitt Zylinder aus Koleoptilen und setzte diese mit ihren basalen Schnittflächen auf Plättchen reinen Agars. Oben auf diese Zylinder legte er danach wuchsstoffhaltige Agarplättchen. Es zeigte sich hierbei, dass in den Zylinderchen ein Transport des Wuchsstoffes vom oberen zum unteren Plättchen nachzuweisen war.

Stellte Went aber die abgeschnittenen Zylinderchen mit ihren apikalen Schnittflächen auf reine Agarplättchen und versah die basalen Schnittflächen mit Wuchsstoffagar, so war meistens gar kein oder nur ein sehr geringer Transport nachweisbar.

Van der Wey (1932) wiederholte diese Versuche ausführlich, und erhielt ähnliche Ergebnisse. Ausserdem zeigte er, dass die Schwerkraft höchstens nur einen geringen Einfluss auf den Wuchsstofftransport in basaler Richtung hat.

Gorter (1932) erforschte den Wuchsstofftransport bei *Zea Mays*-Wurzeln und fand, dass hier keine Polarität vorhanden ist. In apikaler und in basaler Richtung ist bei diesen Wurzeln also Wuchsstofftransport möglich.

Es war nun notwendig, die Sache auch für *Raphanus* zu untersuchen. Für *Raphanus*-Hypokotyle hat sich dann gezeigt, dass diese sich wie *Avena*-Koleoptilen verhalten.

Aus Tabelle VIII geht deutlich hervor, dass sowohl im Dunkeln wie bei allseitiger Beleuchtung der Wuchsstofftransport nur in normaler, also akrofugaler Richtung stattfinden kann.

TABELLE VIII

| Nr | Länge der Zyl in mm | Tr. Zeit in St. | Ausg. Konz. des Auxins | Transportierte Wuchsstoffmengen | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Normal | | Invers | |
| | | | | im Lichte | im Dunkeln | im Lichte | im Dunkeln |
| 20822 | 2 | 2 | 30 | $12.3 \pm 2$ | $13 \pm 2$ | $0.3 \pm 0.6$ | $1.3 \pm 1.6$ |

## 21. Allseitiges Licht beeinflusst den Transport des Wuchsstoffes in basaler Richtung nicht.

*(Hierzu: Abb. 17, Tab. IX.)*

Wir haben schon früher (s. S. 572) gesehen, dass die Wachstumshemmung von *Raphanus*-Hypokotylen bei allseitiger Beleuchtung nicht einmal zum Teil von einer Verringerung der Wuchsstoffproduktion verursacht wird. Man könnte sich nun denken, dass allseitige Beleuchtung den Transport des Wuchsstoffes in den Hypokotylen hemmt, dass dadurch die in der Streckung begriffenen Zellen weniger Wuchsstoff erhalten, und dass in dieser Weise eine Erklärung der Lichtwachstumsreaktion möglich ist. Aus Abschnitt II wissen wir, dass eine allseitige Beleuchtung von 2 Stunden (2 Lampen) eine Wachstumshemmung von etwa 50 % hervorruft. Würde man eine Transporthemmung für diese Wachstumshemmung verantwortlich machen können, so müssten die durch, während 2 Stunden allseitig beleuchteten, Zylinder transportierten Wuchsstoffmengen, auch nur etwa 50 % der im Dunkeln transportierten Wuchsstoffmengen betragen. Betrachten wir aber Tabelle VIII nochmals, so ersehen wir daraus, dass die im Lichte und im Dunkeln in normaler Richtung, transportierten Wuchsstoffmengen gleich sind. Auch in einer früheren

Mitteilung (Van Overbeek, 1932) habe ich gezeigt, dass praktisch kein Unterschied im Lichttransport und Dunkeltransport besteht.

Wegen der grossen Wichtigkeit dieser Versuche für die Erklärung der Lichtwachstumsreaktion habe ich neue Transportversuche angestellt. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Abbildung 17 und Tabelle IX eingetragen worden. In der Abbildung sind auf die Ordinate die

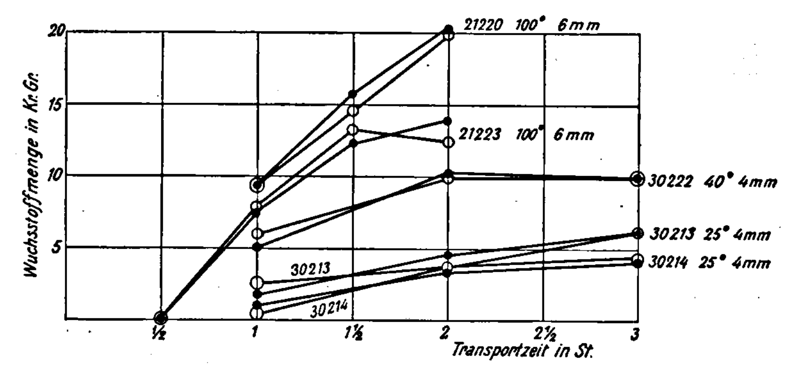



Abb. 17. Wuchsstofftransport-Zeitkurven. Auf die Ordinate sind die durch die Zylinderchen transportierten Wuchsstoffmengen eingetragen worden. Transport im Dunkeln (—•—) und während allseitiger Beleuchtung (—o—). Hypokotylzylinderchen von dunkeladaptierten *Raphanus*-Keimlingen.

durch die Zylinderchen transportierten Wuchsstoffmengen eingetragen worden. Auf die Abszisse steht die Transportzeit. Bei jedem Kurvenpaar sind die Versuchsnummer, Konzentration des Wuchsstoffes, und Länge der Zylinderchen erwähnt worden. *Klar geht hieraus hervor, dass sowohl bei kurzen als auch langen Zylinderchen, sowohl bei einer höheren, als auch niederen Wuchsstoffkonzentration nie ein Unterschied zwischen Lichttransport und Dunkeltransport da war.* Aus Tabelle IX ersehen wir ebenfalls, dass bald der Lichttransport etwas grösser ist als der Dunkeltransport, bald aber etwas kleiner, doch handelt es sich hier immer

nur um Schwankungen, welche innerhalb der Grenzen der Versuchsfehler liegen.

*Auf die Tatsache, dass sich auch bei niederen Wuchsstoffkonzentrationen kein Unterschied auffinden lässt, muss meines Erachtens grosser Wert gelegt werden. Wie wir in Abschnitt VI sehen werden, sind eben bei niederen Wuchsstoffkonzentrationen die Lichtwachstumsreaktionen am grössten.* Wenn Wachstumshemmung unter Einfluss von allseitiger Beleuchtung in Zusammenhang stände mit Hemmung des Wuchsstofftransportes, so möchte man jedenfalls erwarten, dass die Lichttransportkurven bei niederen Konzentrationen unterhalb der Dunkeltransportkurven liegen. Dies ist nicht der Fall, und deshalb ist eine Erklärung der Lichtwachstumshemmung mittels Hemmung des Wuchsstofftransportes in basaler Richtung unmöglich.

## 22. Auch der Verbrauch des Wuchsstoffes bei allseitiger Beleuchtung und im Dunkeln ist gleich gross.

*(Hierzu: Abb. 18, Tab. X und XI.)*

Die Tatsache, dass der Transport des Wuchsstoffes bei allseitiger Beleuchtung nicht *grösser* ist als der Transport im Dunkeln, weist schon darauf hin, dass der Verbrauch des Wuchsstoffes im Lichte nicht kleiner sein kann als im Dunkeln. Setzen wir nämlich voraus, dass die Lichtwachstumshemmung von einem geringeren Verbrauch des Wuchsstoffes im Lichte verursacht wird, so sollte bei den Transportversuchen im Lichte in das untere Würfelchen mehr Wuchsstoff gelangen als bei den Dunkelversuchen.

Dadurch, dass nach dem Ablauf der Transportversuche auch der Wuchsstoffgehalt des oberen Würfelchens bestimmt wurde, konnte erforscht werden, ob im Lichte und im Dunkeln der Wuchsstoff des oberen Würfelchens in gleicher Weise von den Zylinderchen aufgenommen wird.

Aus Abbildung 18 und Tabelle X geht hervor, dass dies tatsächlich der Fall ist.

Man kann auch den absoluten Wuchsstoffverbrauch bestimmen. Dazu analysiert man den Wuchsstoffgehalt der Würfelchen vor dem Anfang der Versuche (Ausgangskonzentration). Wenn man die Versuche beendet hat, bestimmt man den Wuchsstoffgehalt des oberen und unteren Würfelchens.

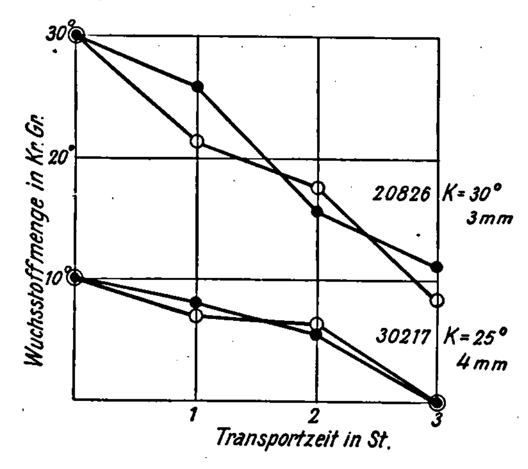



**Abb. 18. Abnahme der Wuchsstoffmenge im oberen Würfelchen während des Transportes im Lichte (—o—) und im Dunkeln (—•—). Hypokotylzylinderchen von dunkeladaptierten *Raphanus*-Keimlingen.**

Nachdem man die Summe dieser Werte von der Ausgangskonzentration substrahiert hat, erhält man einen Begriff, wieviel Wuchsstoff während des Versuchs in den Zylinderchen zurückgeblieben ist (Tabelle XI).

Versuche, um den zurückgebliebenen Wuchsstoff wieder aus den Zylinderchen zu extrahieren, führten zu negativen Ergebnissen. Darum wird der im Zylinderchen zurückgebliebene Wuchsstoff als verbraucht bezeichnet. Aus Untersuchungen von Heyn (1931), Heyn und Van

Overbeek (1931) u.a. [1]) hat sich ergeben, dass Wuchsstoff eine höhere Dehnbarkeit der Zellwände hervorruft. Ob aller verbrauchter Wuchsstoff nur für die Dehnbarkeitserhöhung angewandt wird, wissen wir heute noch nicht. Es ist das aber nicht wahrscheinlich, da auch Verbrauch möglich ist in Koleoptilzylinderchen von *Avena*, welche nicht mehr wachstumsfähig sind. (Du Buy & Nuernbergk, 1932, S. 514). Aus Tabelle XI ergibt sich jedenfalls, dass der Verbrauch im Lichte und im Dunkeln einander gleich ist.

Eine beiläufige vergleichende Bestimmung des Verbrauchs zwischen *Avena* und *Raphanus* ergab, dass der Verbrauch des Wuchsstoffes in *Raphanus*-Hypokotylen grösser ist. Das ist begreiflich, da die *Avena*-Koleoptile rohrförmig sind. *Raphanus*-Hypokotyle dahingegen sind massiv. Der aüssere Durchmesser beider Organen ist im übrigen gleich gross.

### 23. Schlussfolgerungen.

Allseitige Beleuchtung beeinflusst den Wuchsstofftransport in basaler Richtung in *Raphanus*-Hypokotylen nicht. Auch der Verbrauch des Wuchsstoffes im Lichte und im Dunkeln ist gleich gross. Daher vermag weder eine Änderung des basipetalen Transportes des Wuchsstoffes, noch eine Änderung des Wuchsstoffverbrauches unter Einfluss von allseitiger Beleuchtung die Lichtwachstumsreaktion der Raphanus-Hypokotyle zu erklären.

## ABSCHNITT V.

## DIE VERTEILUNG DES WUCHSSTOFFES.

### 24. Methode.

*(Hierzu: Abb. 20).*

Went Jr. gebührt der grosse Verdienst, zuerst den Einfluss einseitiger Beleuchtung auf die Wuchsstoffverteilung studiert zu haben. Er beleuchtete *Avena*-Koleop-

[1]) Für Literatur siehe Heyn 1931.

tilen einseitig, dekapitierte die Pflanzen und bestimmte die Wuchsstoffmengen welche an der Licht- und an der Schattenseite von den abgeschnittenen Spitzen abgegeben werden. Dabei ergab es sich, dass die Schattenseite immer mehr Wuchsstoff abgibt als die Lichtseite. Went hat dargelegt, dass die Strömungsrichtung des Wuchsstoffstromes in der Avena-Koleoptile unter Einfluss einseitigen Lichtes zur Schattenseite hin abgelenkt wird.

Cholodny (1927, 1929) kam unabhängig von Went beim Geotropismus zu ähnlichen Ergebnissen. Auch die Versuche Dolks (1930) haben beim Geotropismus zu ähnlichen Ergebnissen geführt. Die Entdeckung der ungleichen Wuchsstoffverteilung unter Einfluss von einseitiger Beleuchtung bzw. einseitig wirkender Schwerkraft hat zur Aufstellung der sogenannten Went-Cholodnyschen Theorie der Tropismen geführt.

Um zu untersuchen, ob auch bei *Raphanus* eine einseitige Beleuchtung eine ähnliche ungleiche Wuchsstoffverteilung im Hypokotyl hervorrufen kann, experimentierte ich in folgender Weise:

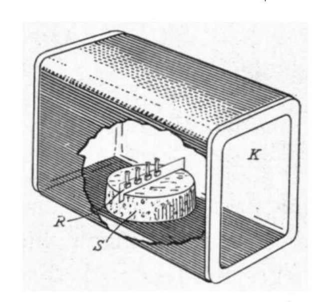


Abb. 20. Erklärung im Text.

In eine Korkscheibe (S. Abb. 20) war ein Sicherheitsrasiermesser geklemmt worden. Hierauf wurden die Objekte, zu je 12, gesteckt. Dies geschah derartig, dass die basalen Schnittflächen genau in 2 gleiche Hälften geteilt wurden; zu jeder dieser Hälften gehörte ein Kotyledon. An jede der basalen Hälften setzte man ein Würfelchen reinen Agars an, worin der transportierte Wuchsstoff aufgefangen wurde. Damit die Agarwürfelchen nicht austrockneten, wurde das Ganze in eine feuchte Kammer gestellt (K). Letztere war mit feuchtem schwarzen Filtrierpapier bekleidet worden. Die offene Vor-

derseite des Kämmerchens wurde während der Beleuchtung gegen die innere Glastür des Thermostaten gesetzt. Bei diesen Versuchen wurde immer mit einer Lampe beleuchtet, also etwa mit einer Beleuchtungsintensität von 200 Erg/cm². Sekunde.

## 25. Der Went-Effekt bei Raphanus-Spitzen.

*(Hierzu: Abb. 21 und Tab. XII.)*

Bevor ich das Phänomen der ungleichen Wuchsstoffverteilung unter Einfluss einseitiger Beleuchtung — in der Folge Went-Effekt genannt — bei *Raphanus* untersuchte, machte ich zunächst die Versuche Wents nach. Dazu wurden Spitzen von *Avena*-Koleoptilen auf die Messerchen gesteckt, mit Agarwürfelchen versehen und schliesslich beleuchtet. Wie in einer vorigen Mitteilung (Van Overbeek, 1932, S. 1326) erörtert wurde, konnte ich die Befunde Wents bestätigen. Die Schattenseite gibt also mehr Wuchsstoff an die Agarwürfelchen ab, als die Lichtseite.

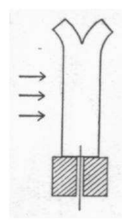


Abb. 21.
Erklärung im Text.

Jetzt fing ich mit *Raphanus* zu experimentieren an. Von möglichst gleichen Raphanus-Keimlingen wurden die Kotyledonen (aus praktischen Erwägungen) abgeschnitten. Von diesen Keimlingen wurden 1 cm lange Hypokotylenden abgeschnitten und diese in üblicher Weise auf die Messerchen gesteckt und mit Agarplättchen versehen (Abb. 21). Der in den Spitzen befindliche Wuchsstoff wird basalwärts nach den Agarwürfelchen transportiert und zwar, wie aus Tabelle XII zu ersehen ist, im Dunkeln gleichmässig; doch gelangt bei einseitiger Beleuchtung mehr Wuchsstoff an die Schattenseite als an die Lichtseite. Die Transportzeit war 3 Stunden.

Wir sehen also dass der Went-Effekt auch bei Raphanus-Spitzen hervorgerufen werden kann. Dass aber

die Spitze der Pflanze hierzu nicht benötigt wird, werden wir aus dem nächsten Paragraphen ersehen.

## 26. Der Went-Effekt ist nicht vom Vorhandensein der Spitze der Pflanze abhängig.

*(Hierzu: Abb. 22 und Tabelle XIII).*

Wir schneiden aus der Spitzenregion von dunkeladaptierten Hypokotylen Zylinderchen von 6 mm Länge, setzen diese auf die Rasiermesserchen und versehen das untere Ende jedes Zylinderchens mit 2 Agarblöckchen. Das obere Ende wird mit je einem Blöckchen auxinhaltigen Agar (Konzentration: 250°) versehen. In Abbildung 22 (links) ist dieser Versuch im Schema dargestellt worden. Seine Dauer betrug 3 Stunden. Während dieser ganzen Zeit wurden die Zylinderchen der Lichtversuche einseitig beleuchtet. Die Ergebnisse gehen aus Abb. 22 hervor. Hierin sind die relativen Wuchsstoffmengen, welche nach den beiden unteren Würfelchen transportiert worden sind, graphisch dargestellt worden.

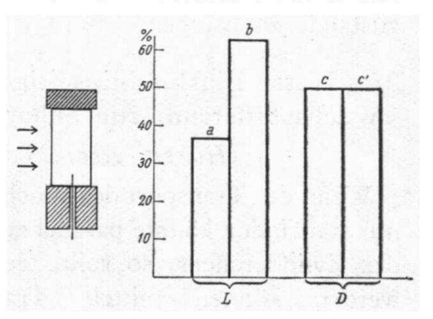



Abb. 22. Verteilung des Wuchsstoffes beim Transport im Dunkeln (D) und bei einseitiger Beleuchtung (L). Links: Schema dieser Versuche. Die Pfeile geben die Beleuchtungsrichtung an. *a:* Wuchsstoffmenge welche in das lichtwärts gelegene Würfelchen gelangt ist, in Proz. der Gesamtmenge. *b:* Wuchsstoffmenge welche in das auf der Schattenseite befindliche Würfelchen gekommen ist. *c* und *c':* Wuchsstoffmengen welche in den beiden Würfelchen beim Versuch im Dunkeln angelangt sind.

Lässt man den Transport im Dunkeln stattfinden (Abb. 22 D), so wird der transportierte Wuchsstoff gleichmässig im Hypokotyl verteilt, und in beide basale Würfelchen (c und c') gelangt eine gleiche Wuchsstoffmenge. Be-

leuchtet man aber die Zylinderchen während des Transportes einseitig (Abb. 22 L), so zeigt es sich, dass in das Würfelchen an der Schattenseite mehr Wuchsstoff kommt (b = im Mittel 63 %) als in das Würfelchen an der Lichtflanke (a).

In einem Hypokotylzylinderchen, wo die Spitze durch ein auxinhaltiges Agarwürfelchen ersetzt worden ist, vermag der Went-Effekt also aufzutreten. Die Spitze der Pflanze ist also nicht unbedingt notwendig, um die ungleiche Wuchsstoffverteilung unter Einfluss einseitiger Beleuchtung zustande zu bringen.

### 27. Unter Einfluss einseitiger Beleuchtung wird der Wuchsstoffstrom zur Schattenseite hin abgelenkt.

*(Hierzu: Abb. 23 und Tab. 15).*

Wenn der Transport des Wuchsstoffes in basaler Richtung nur stattfinden könnte parallel zur Richtung der Längsachse des Zylinderchens, so sollte der Went-Effekt nur erklärt werden können mittels Transporthemmung an der Schattenseite.

In Abschnitt IV haben wir gesehen, dass Beleuchtung keine Transporthemmung in den Hypokotylzylinderchen hervorzurufen vermag. Es ist aus diesem Grund also wahrscheinlich, dass der Wuchsstoff auch in lateraler Richtung transportiert wird, und dass dieses den Went-Effekt verursacht.

Dadurch, dass wir, wie aus dem vorigen Paragraph hervorgeht, im stande sind, diesen Effekt an Hypokotylzylinderchen zu untersuchen, können wir den Wuchsstofftransport in lateraler Richtung in direkter Weise experimentell feststellen. Hierzu setzen wir die auxinhaltigen Agarwürfelchen einseitig auf die apikalen Schnittflächen der Hypokotylzylinderchen wie dieses in Abb. 23 (links) schematisiert worden ist. Eine Serie von 12 Zylinderchen beleuchten wir jetzt an der Seite, die das wuchsstoffhaltig Agarwürfelchen trägt. Wird der Went-Effekt — also die

ungleiche Verteilung des Wuchsstoffes unter Einfluss einseitigen Lichtes — durch Wuchsstofftransport in lateraler Richtung verursacht, *so muss in dem basalen, an der Schattenseite befindlichen Würfelchen, mehr Wuchsstoff anlangen als in dem basalen an der Lichtseite befindlichen, obwohl sich letzteres direkt unterhalb der Wuchsstoffquelle befindet.* Aus Abb. 23 (L) und Tabelle XIV ersehen wir, dass tatsächlich in das Schattenwürfelchen mehr Wuchsstoff (b, 70 % der Gesamtmenge) gelangt als in das auf der Lichtseite befindliche Würfelchen (a). Die Länge der Zylinderchen war auch hier wieder 6 mm, die Konzentration des Wuchsstoffes 250° und die Transport-Zeit 3 Stunden.

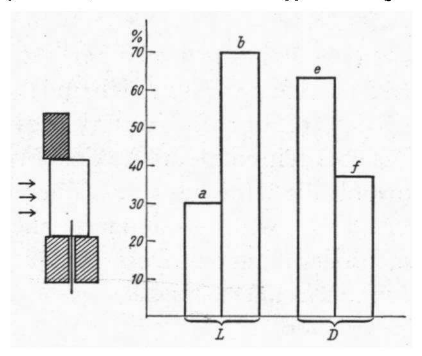



Abb. 23. Wuchsstoffverteilung beim Transport durch Hypokotylzylinderchen nach einseitigem Aufsetzen von auxinhaltigen Agarwürfelchen, im Dunkeln (D) und bei einseitiger Beleuchtung (L.) Links: Schema der Versuche. Pfeile: Beleuchtungsrichtung. *a:* Wuchsstoffmenge welche in das lichtwärts gelegene Würfelchen gekommen ist, in Proz. der Gesamtmenge. *b:* Wuchsstoffmenge, welche in das „Schattenwürfelchen" gelangt ist. *e:* Wuchsstoffmenge, die im Dunkeln in das direkt unterhalb des oberen Würfelchens gelegene Agarwürfelchen gekommen ist. *f:* Wuchsstoffmenge, welche im Dunkeln in das Würfelchen auf der Seite ohne oberes Würfelchen gelangt ist.

Bei den Kontrollversuchen, welche im Dunkeln stattfanden (Abb. 23 D) gelangt wie zu erwarten war, die grösste Wuchsstoffmenge (e, 63 %) in das gerade unter die Wuchsstoffquelle befindliche basale Würfelchen. Aber auch in das andere basale Würfelchen gelang Wuchsstoff (f, 37 %). Dieses hat 2 Gründe. Erstens muss die apikale

Schnittfläche der Zylinderchen einen gewissen Feuchtigkeitsgrad haben, damit der Wuchsstoff aus dem Wuchsstoffagarwürfelchen in das Zylinderchen zu gelangen vermag. Dieses kann aber gleichzeitig eine Spreitung des Wuchsstoffes über die apikale Schnittfläche hin veranlassen. Zweitens hat offenbar innerhalb der Organe der Wuchsstoff die Neigung um sich möglichst gleichmässig zu verteilen. Du Buy & Nuernbergk, 1932, S. 485 erwähnen, dass bei einseitigem Auxinanbringen (*Avena*-Koleoptile) sowohl die eine als auch die andere, nicht mit Auxin versehene Seite — letztere allerdings schwächer — zu wachsen anfangen. *Dass Auxin fliesst also nicht nur von oben nach unten, sondern auch von der einen Seite nach der anderen.*

Aus Abbildung 23 geht klar hervor, wie gross der Einfluss einseitigen Lichtes auf die Wuchsstoffverteilung ist. Von einseitiger Beleuchtung wird eine „Umpolarisierung" der ganzen Wuchsstoffverteilung hervorgerufen. Die massiven *Raphanus*-Zylinderchen sind offenbar sehr geeignet für lateralen Wuchsstofftransport. *Hiermit ist also direkt bewiesen worden, dass der Went-Effekt dadurch verursacht wird, dass der Wuchsstoffstrom in der Richtung der Schattenseite abgelenkt wird.*

Went (1928) hat dasselbe für Koleoptilspitzen von *Avena* nachgewiesen, allerdings auf eine andere Weise.

### 28. Blaues Licht verursacht den Went-Effekt.

*(Hierzu Tab. XV).*

Aus Abschnitt I wissen wir, dass nur Licht von Wellenlängen, kleiner als 546 m μ, imstande ist, bei Raphanus eine deutliche phototropische Krümmung hervorzurufen. Darum stellte ich einige Versuche an, um zu untersuchen ob auch der Went-Effekt nur bei blauem Lichte auftritt.

Es wurde im grossen und ganzen experimentiert wie bei

den Versuchen von Paragraph 27, nur war die Transportzeit hier 2 Stunden. Fand der Transport statt bei orangem Licht (Filter OG 2; Intensität 135 $Erg/cm^2$. Sek.; undurchlässig für Wellenlängen von 546 m μ und kleiner) so war die Wuchsstoffverteilung praktisch gleichmässig, wie aus Tabelle XV hervorgeht. Beleuchtete man dahingegen mit weissem Licht derselben Intensität (135 $Erg/cm^2$ Sek.) so sehen wir den Went-Effekt deutlich auftreten.

Hieraus geht also hervor, dass der Went-Effekt nur bei Wellenlängen kleiner als 546 m μ deutlich zu beobachten ist.

### 29. Schlussfolgerungen.

Wie bei Spitzen von *Avena*-Koleoptilen ruft einseitige Beleuchtung auch in *Raphanus*-Hypokotylen eine ungleiche Wuchsstoffverteilung hervor. Diese Erscheinung — als der Went-Effekt bezeichnet — wird dadurch verursacht, dass der Wuchsstoffstrom, welcher im Dunkeln den Wuchsstoff gleichmässig über das Hypokotyl verteilt, in der Richtung der Schattenseite abgelenkt wird. Bei Raphanus tritt dieser Effekt auch auf, wenn die Spitze der Pflanze durch ein auxinhaltiges Agarwürfelchen ersetzt worden ist.

## ABSCHNITT VI.

## DER ZUSAMMENHANG ZWISCHEN LICHT-WACHSTUMSREAKTION UND WUCHSSTOFF.

### 30. Änderungen des Wuchsstoffreaktionsvermögens der Organe verursachen die Blaauwschen Lichtwachstumsreaktionen.

*(Hierzu: Abb. 24).*

Aus Abschnitt II wissen wir, dass dunkeladaptierte *Raphanus*-Hypokotyle, welche während 2 Stunden allseitig beleuchtet worden sind, während dieser Zeit einen erheblich kleineren Längenzuwachs aufweisen, als die unbeleuch-

teten Kontrollpflanzen. Uns ist weiter bekannt, dass die Kotyledonen — welche den Wuchsstoff an die Hypokotylen liefern — während einer allseitigen 2-stündigen Beleuchtung, ihre Wuchstoffabgabe nicht verringeren (Abschnitt III). Von einer Lichtwachstumsreaktion als Folge verringerter Wuchsstoffproduktion, wie F. W. Went (1926, 1928) dieses bei *Avena* gezeigt hat, kann also bei Raphanus nicht die Rede sein. Es muss somit möglich sein, eine Lichtwachstumsreaktion herbeizuführen bei Hypokotylen, deren Spitzen man durch auxinhaltige Agarwürfelchen ersetzt hat. Hierzu dekapitierte ich 2 Serien dunkeladaptierte Raphanus-Keimlinge. Diese Keimlinge waren 15 Stunden vor der Dekapitation in die Dunkelkammer gesetzt, abgeschnitten und in Halterchen (Abb. 9 S. 565) gesteckt worden. Unmittelbar nach der Dekapitation wurden die Schnittflächen mit auxinhaltigen Agarwürfelchen (Konzentration: 50°) versehen. Vier Stunden später bestimmte ich mit Hilfe des Kathetometers, den Abstand zwischen 2 Marken bei den

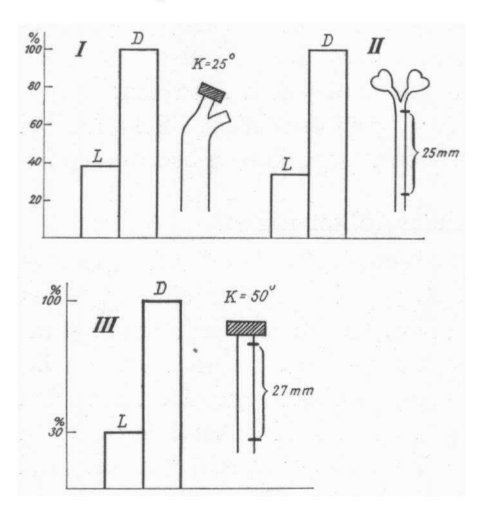



Abb. 24: I. Nr. 30110. Grösse der Wuchsstoffkrümmungen, welche während allseitiger Beleuchtung entstanden sind (L), im Vergleich mit den im Dunkeln (D) zustande gekommenen. Zeit: 2 St. II: Nr. 30110. Wachstum einer Hypokotylzone (Länge 25 mm) während 2 St. in allseitigen Lichte (L) und im Dunkeln (D). III: Wie II, aber jetzt die Kotyledonen ersetzt durch ein auxinhaltiges Agarwürfelchen.

Pflanzen von beiden Serien (schematisiert dargestellt in Abb. 24, III). Dieser Abstand war im Mittel 27 mm. Darauf stellte ich eine der Serien von 12 Pflanzen in den Thermostat und beleuchtete *allseitig*. Die andere Serie verblieb in der Dunkelkammer. Zwei Stunden später wurde der Versuch abgebrochen, und es wurde mit Hilfe des Kathetometers der Längenzuwachs bestimmt. Hierbei ergab sich, wie aus Abb. 24, III hervorgeht, dass der Zuwachs im Lichte nur etwa 30 % des Dunkelwertes beträgt. Der absolute Zuwachs der Dunkelpflanzen betrug etwa ½ mm pro Stunde. Bei *Raphanus* ist also eine der sog. Spitzen (langen) Reaktion der *Avena*-Koleoptile analoge Wachstumserscheinung offenbar (vgl. ebenfalls § 15, 16) nicht vorhanden.

Wir können aber aus diesem Versuch noch wichtigere Schlüsse ziehen. Aus Abschnitt III hat sich ergeben, dass von allseitiger Beleuchtung weder der Wuchsstofftransport, noch der Verbrauch des Wuchsstoffes beeinflusst wird. Hieraus geht hervor, dass die Hypokotyle in Versuchen wie z.B. dem in Abb. 24, III dargestellten im Lichte sowie im Dunkeln genau die gleiche Wuchsstoffmenge enthalten. Da trotz alledem die Hypokotyle im Lichte doch weniger Längenzuwachs aufweisen als im Dunkeln, so liegt keine Folgerung näher als diejenige, dass *das Reaktionsvermögen der Pflanzen für Wuchsstoff im Lichte geringer ist als im Dunkeln.* Vielleicht handelt es sich hier um das Reaktionsvermögen der Zellwände.

Mit einer bestimmten Wuchsstoffmenge vermag also eine Zellwand sich während einer bestimmten Zeit im Dunkeln mehr zu verlängern als im Lichte. Die Pflanzen sind demnach im Dunkeln auf Wuchsstoff reaktionsfähiger als im Lichte.

*Beleuchtung verursacht also eine Änderung des Wuchsstoffreaktionsvermögens der Organe (vielleicht der Zellwände) und diese Änderung hat die Lichtwachstumsreaktion zur Folge.*

Die Blaauwschen Lichtwachstumsreaktionen sind demnach auf Änderungen des Wuchsstoffreaktionsvermögens zurückzuführen.

### 31. Lichtwachstumsreaktionen und Wuchsstoffkrümmungen.

*(Hierzu: Abb. 25).*

Viel bequemer, als die Lichtwachstumsreaktionen an Längenwachstumsmessungen zu bestimmen, ist es, sie mittels Wuchsstoffkrümmungen festzustellen. Diese Wuchsstoffkrümmungen erhält man dadurch, dass man ein Würfelchen von auxinhaltigem Agar auf die Schnittfläche eines der Stümpfe dei abgeschnittenen Kotyledonen setzt. Dieses einseitige Aufsetzen verursacht, dass die mit Wuchsstoff versehene Seite mehr Wuchsstoff bekommt als die andere Seite wie wir schon in Paragraph 27 gesehen haben. Die eine Seite fängt dann schneller zu wachsen an als die andere Seite, und infolgedessen krümmt sich das Hypokotyl (Abb. 25). Führt man den Versuch im allseitigen Lichte aus, so zeigt es sich, dass die Wuchsstoffkrümmungen, die man erhält kleiner sind, als wenn der Versuch im Dunkeln stattgefunden hat. Dieses geht aus dem Versuch in Abbildung 24, I hervor. Aus Abbildung 24 ergibt sich weiter, dass die Lichtwachstumsbestimmungen, welche man mittels Wuchsstoffkrümmungen (Abb. 24, I), Längenwachstumsmessungen der intakten Pflanzen (Abb. 24, II) und Längenwachstumsmessungen an Pflanzen, deren Spitzen man durch auxinhaltige Agarwürfelchen ersetzt hat (Abb. 24, III), recht gut vergleichbar sind.

In den folgenden Versuchen habe ich also bequemlichkeitshalber immer die Lichtwachstumshemmungen an Wuchsstoffkrümmungen bestimmt. Es wurden immer mit abgeschnittenen und danach in Halterchen (Abb. 9, Abb. 1*a* und Abb. 25) gesteckten Hypokotylen gearbeitet. Das Abschneiden geschah etwa 15 Stunden bevor der

Versuch anfing, und zwar gleichzeitig mit dem Hineinbringen der Pflanzen in die Dunkelkammer. Wir brauchen abgeschnittene Pflanzen, weil die mit Wurzeln versehenen Pflanzen aus ihren Dekapitationsflächen viel Wasser aus-

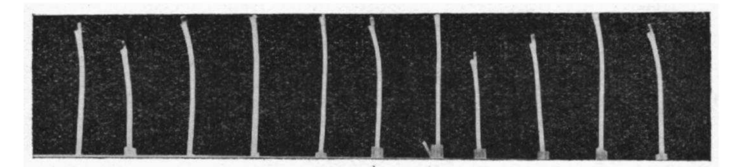


Abb. 25. Eine Serie gekrümmter *Raphanus*-Hypokotyle. Auf die rechte Seite jedes Hypokotyls ist ein auxinhaltiges Agarwürfelchen gesetzt worden.

pressen, und daher die Würfelchen von den Schnittflächen abgespült würden. Dass die in Halterchen gesteckten Pflanzen nicht wesentlich schwächer wachsen als normale, unabgeschnittene Pflanzen ist bereits in Abschnitt II betont worden.

## 32. Die Lichtwachstumsreaktion in Abhängigkeit von der Lichtmenge.

*(Hierzu: Abb. 26).*

Wie die Wuchsstoffkrümmungen und somit auch das Wachstum, von der Lichtmenge abhängt, ersehen wir aus Abbildung 26. Auf der Ordinate ist die Grösse der Wuchsstoffkrümmungen, welche nach 2-stündigem Wuchsstoffaufsetzen auftreten, eingetragen worden. Die Konzentration des Wuchsstoffes betrug 25°. Auf der Abszisse sind die Lichtmengen eingetragen worden. Diese Lichtmengen wurden dadurch erhalten, dass ich die Beleuchtungszeit variierte. Links auf der Abszisse (2 St. D.) ist die Beleuchtungszeit o. Nach der rechten Seite der Abszisse hin werden die Beleuchtungszeiten immer grösser, bis ganz rechts (2 St. L.) während der ganzen Dauer des Versuches (2 Stunden) beleuchtet worden ist. Es wurden

Krümmungen erhalten, welche entstanden waren: 1. nach einem Aufenthalt von 2 Stunden im Dunkeln; 2. nach ½-stündiger Beleuchtung, gefolgt von einem Aufenthalt von 1½ Stunden im Dunkeln; 3. nach 1-stündiger Beleuchtung gefolgt von einem Aufenthalt von 1 Stunde im Dunkeln; 4. nach 1½-stündiger Beleuchtung, gefolgt von einem Aufenthalt von ½ Stunde im Dunkeln; 5. nach 2-stündiger Beleuchtung.

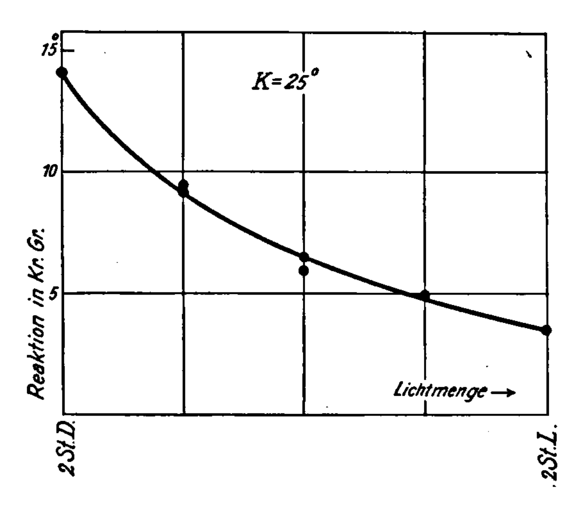



Abb. 26. Wuchsstoffkrümmungen von *Raphanus*-Hypokotylen in Abhängigkeit von der Lichtmenge. Vers. Nr. 31012 und 31017. Konzentration des Auxins: 25°. Krümmungszeit: 2 St.

Als Lichtquelle wurden 2 Lampen von 500 Watt, welche in 80 cm Entfernung aufgestellt worden waren, benutzt.

Aus der Abbildung geht hervor, dass *mit zunehmender Lichtmenge das Reaktionsvermögen abnimmt*. Mit Hilfe dieser Kurve sind wir nun imstande, das Reaktionsvermögen für Wuchsstoff an der Licht- und Schattenseite einseitig beleuchteter Hypokotylen festzustellen. Dazu müssen wir aber noch wissen, wie gross der Lichtabfall innerhalb der Hypokotylen ist.

## 33. Die Verteilung des einseitigen Lichtes im Hypokotyl.

*(Hierzu: Tab. XVI und XVII).*

Sehr genaue und ausführliche Studien über die Lichtverteilung in einseitig beleuchteten Pflanzenorganen sind von Nuernbergk (1927) angestellt worden. Er untersuchte den Lichtabfall nicht nur an Gramineen-keimlingen, sondern auch an *Sinapis*-Wurzeln und *Helianthus*-Keimlingen. Bei den Versuchen an *Helianthus*-Hypokotylen zeigte sich, dass bei einseitiger Beleuchtung die Lichtintensität an der Lichtseite 4.6 mal grösser war als an der Schattenseite des Organs. Dieser Wert gilt für das Hypokotyl älterer Keimlinge. Bei ganz jungen Keimlingen fand Nuernbergk, in unmittelbarer Nähe der Kotyledonen, einen wesentlich höheren Lichtabfall, der für die Wellenlänge 436 m $\mu$ bis zu 11.4 betrug.

Die Absorption des Lichtes ist für kurzwellige Strahlen (436 m $\mu$, blau) grösser als für Grün und Rot. Zwischen der Absorption im Rot und im Grün besteht kein grosser Unterschied.

Schon früher untersuchte Blaauw (1915) den Lichtabfall in *Helianthus*-Hypokotyle in folgender Weise. Er schnitt Hypokotyle sehr schief durch (S. 520 ff) und legte solche Hypokotyle mit der Schnittfläche auf eine photographische Platte. Darauf wurde die Platte mit einer gewissen geeigneten Lichtmenge belichtet. An solchen, in dieser Weise erhaltenen Photogrammen erkennt man sofort, dass die durchdringende Lichtmenge von der Vorderseite nach der Hinterseite zu abnimmt.

Um jetzt noch zahlenmässig ein Urteil zu gewinnen über das Verhältniss der Lichtstärke in der Pflanze, teilte Blaauw eine Platte in 12 Streifen ein, welche während verschiedener Zeiten belichtet wurden. Die Bilder der Schnittflächen wurden jetzt mit dieser Skala verglichen

und das Verhältniss der Lichtstärken der Vorderseite, der Mitte und der Hinterseite abgeschätzt.

Hierbei ergab es sich, dass die Zellen an der Vorderseite 3.5 mal mehr Licht empfangen als die Zellen an der Schattenseite.

Um nun ein Urteil zu gewinnen wie gross der Lichtabfall in Raphanus-Hypokotylen ist, wandte ich die für meine Zwecke ausreichend genaue Blaauwsche Methode an. Anstatt photographischer Platten benutzte ich Agfa-Lupex Kunstlichtpapier. Aus folgender Tabelle geht hervor, dass im Mittel die Zellen der Vorderseite 5.2 mal mehr Licht erhalten als die Zellen der Schattenseite.

TABELLE XVI
(Nr. 30406)

| Lichtstärke in den vorderen Zellen | Lichtstärke in den hinteren Zellen |
|---|---|
| 8½ | 1½ |
| 8½ | 1¾ |
| 8½ | 2½ |
| 9½ | 2 |
| 9 | 2 |
| 9 | 1¼ |
| 9½ | 1¼ |
| 7½ | 1¼ |
| 8 | 1½ |
| Summe 78 | 15 |

Verhältnis: 5.2 : 1

Der Lichtabfallkoeffizient 5.2 der *Raphanus*-Hypokotyle, ist ziemlich gross gegenüber dem Koeffizient 3.5 (Blaauw) und 4.6 (Nuernbergk) von *Helianthus*. Der Durchmesser der *Helianthus*-Keimlinge beträgt 2 mm, der der *Raphanus*-Hypokotyle 1.5 mm. Man sollte aus diesem Grund vielmehr erwarten können, dass der Lichtabfall in *Raphanus* kleiner wäre als in *Helianthus*.

Die Erklärung liegt wahrscheinlich in der folgenden Tatsache. Blaauw und Nuernbergk haben mit etiolierten Pflanzen gearbeitet. Ich dahingegen arbeitete mit dunkeladaptierten Pflanzen. Es ergab sich nun, dass dunkel-

adaptierte Pflanzen viel weniger lichtdurchlässig sind als etiolierte. Dieses geht aus Versuch Nr. 30124 hervor.

In einen photographischen Kopierrahmen wurden Hypokotyle von dunkeladaptierten und etiolierten Pflanzen auf Kunstlichtpapier gelegt, sodann wurde das Papier während einer bestimmten Zeit belichtet. Mit Hilfe einer Skala wurde festgestellt, wieviel Licht auf die Vorderseite der Hypokotyle gestrahlt worden war, und wieviel Licht von den Hypokotylen durchgelassen worden ist. Für die etiolierten Pflanzen zeigte sich dann, dass 1/5 des zugeführten Lichtes durchgelassen wird. Die dunkeladaptierten Pflanzen lassen nur 1/8 des Lichtes durch. Etiolierte Hypokotyle sind somit erheblich Lichtdurchlässiger als dunkeladaptierte Pflanzen.

Kunstlichtpapier ist praktisch nur empfindlich für blaues Licht. Die Lichtabfallbestimmungen mit Hilfe der Blaauwsche Methode geben deshalb nur Aufschluss für blaues Licht. Dieses ist nicht etwa ein Nachteil dieser Methode sondern ein Vorteil, weil es sich ergeben hat, dass sich *Raphanus* nur bei blauem Licht phototropisch zu krümmen vermag, wie wir aus Abschnitt I wissen. In Abschnitt V haben wir gehört, dass der Went-Effekt in kurzwelligem Licht am besten auftritt, und aus Tabelle XVII ersehen wir, dass dieses ebenfalls für die Lichtwachstumsreaktionen zutrifft.

## 34. Die Verteilung des Wuchsstoffreaktionsvermögens im einseitig beleuchteten Hypokotyl.

Wir legen uns jetzt die Frage vor, wie gross das Verhältniss des Wuchsstoffreaktionsvermögens zwischen der Licht- und Schattenseite eines Hypokotyls ist, das während 3 Stunden mit einer Beleuchtungsintensität von 200 Erg/cm$^2$. Sek. beleuchtet wird? Wir erinneren uns dabei, dass dieses die Beleuchtung war, mit der wir den Went-Effekt studiert haben.

Beim Bestimmen der Beleuchtungsintensität bei den Versuchen, wo allseitig beleuchtet worden ist, hat man mit der vom Spiegel auf die Objekte gestrahlten Energie zu rechnen. Messungen mit der Thermosäule ergaben, dass 3/4 der Energie der Lampen von dem Spiegel auf die Objekte reflektiert wird. Ausserdem wird bei allseitiger Beleuchtung die Energie auf eine 2 mal grössere Oberfläche des Objektes gestrahlt, als es bei einseitiger Beleuchtung der Fall ist. Wenn wir also im Thermostat mit 2 Lampen und Spiegel die Objekte allseitig beleuchten, brauchen wir eine Beleuchtungszeit von etwa 1 3/4 Stunden, um pro $cm^2$ des Objektes eine gleiche Lichtmenge auf die Objekte zu strahlen, wie sie bei einseitiger Beleuchtung mit 1 Lampe ohne Spiegel während 3 Stunden auffällt.

Aus der Kurve in Abbildung 26 erblicken wir, dass zu einer Beleuchtungszeit von 1 3/4 Stunden eine Reaktion von etwa 4.5 Krümmungsgraden gehört. An der Schattenseite ist, wie wir gesehen haben, die Intensität des Lichtes 1/5.2 der Intensität an der Vorderseite. Deshalb empfängt bei einseitiger Beleuchtung die Schattenseite noch 1/5.2 der Lichtmenge der Vorderseite. Diese Lichtmenge entspricht also einer Beleuchtungszeit von $1/5.2 \times 1\ 3/4 =$ etwa 1/3 Stunde. Aus der Kurve können wir weiter ersehen, dass zu einer Belichtungszeit von 1/3 Stunde, eine Reaktion von 10.5 Krümmungsgraden gehört. Das Verhältniss zwischen den Reaktionen an Vorder- und Hinterseite der in obiger Weise einseitig beleuchteten Hypokotyle ist somit 4.5 : 10.5 also 1 : 2.3. Dabei ist bequemlichkeitshalber vorausgesetzt worden, dass der Wuchsstoff gleichmässig über Licht- und Schattenseite verteilt worden ist.

Aus Abschnitt V wissen wir nun, dass bei in gleicher Weise einseitig beleuchteten Hypokotylen das Verhältniss der Wuchsstoffkonzentrationen an Vorder- und Hinterseite 30 : 70, also ebenfalls 1 : 2.3 beträgt.

*Das Verhältniss zwischen der, infolge des Went-Effektes entstandenen, ungleichen Wuchsstoffkonzentrationen an Vorder- und Hinterseite von einseitig beleuchteten Hypokotylen ist also gleich gross wie dass Verhältniss zwischen dem Wuchsstoffreaktionsvermögen an der Lichtseite und dem an der Schattenseite.* Diese Tatsache macht es daher sehr wahrscheinlich, dass der Went-Effekt und das Wuchsstoffreaktionsvermögen (und damit die Blaauwschen Lichtwachstumsreaktionen) sehr eng miteinander in Zusammenhang stehen. Vielleicht haben die beiden Erscheinungen also einen gleichen Grund, oder hat die eine die andere zur Folge. Wie man sich diesen Zusammenhang denken kann, werde ich in Paragraph 38 auseinandersetzen.

Wir können jetzt berechnen, welchen Anteil die ungleiche Verteilung des Wuchsstoffes, und welchen Anteil die ungleiche Verteilung des Wuchsstoffreaktionsvermögens beim Zustandekommen der phototropischen Krümmung haben. Wenn wir dabei von der ungleichen Verteilung ausgehen, können wir im allgemeinen sagen, dass *die Krümmung, welche die ungleiche Wuchsstoffverteilung verursachen würde, soviele Male verstärkt wird, als das Wuchsstoffreaktionsvermögen an der Schattenseite grösser ist als an der Lichtseite.* Bevor wir hieraus die theoretische phototropische Krümmung berechnen können, müssen wir noch das Wuchsstoffreaktionsvermögen im Zusammenhang mit der Wuchsstoffkonzentration sowohl im Lichte als auch im Dunkeln studieren.

## 35. Die Lichtwachstumsreaktion in Zusammenhang mit der Auxinkonzentration.

*(Hierzu: Abb. 27, 28; Tab. XVIII).*

Wenn wir auf *Raphanus*-Hypokotyle einseitig auxinhaltige Agarwürfelchen setzen, so krümmen sich die Hypokotyle. Solche Wuchsstoffkrümmungen wurden nun bei allseitiger Beleuchtung und im Dunkeln untersucht,

wobei die Konzentration des Auxins variiert wurde. Als Lichtquelle wurden wieder die 2 Lampen von 500 Watt in 80 cm Entfernung benutzt. Die Belichtungzeit war meistens 2 Stunden. Untersucht wurden die Wuchsstoffkrümmungen, welche verursacht wurden von Auxinkonzentrationen von 6½, 12½, 18 3/4, 25, 50 und 100°. In Tabelle XVIII sind die Ergebnisse dieser Versuche eingetragen worden. Aus fünf dieser, untereinander qualitativ und quantitativ sehr ähnlichen Versuche habe ich die Kurven der Abbildung 27 zusammengestellt. Die

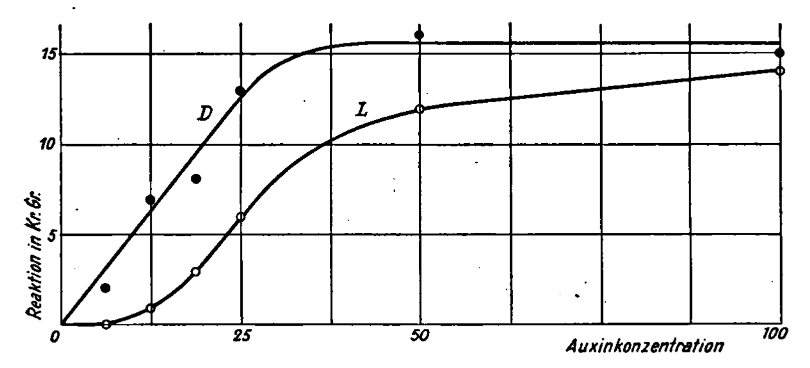



Abb. 27. Abhängigkeit der Wuchsstoffkrümmungen im Dunkeln und in allseitigem Lichte von der Auxinkonzentration. Kurven zusammengesetzt aus 5 einander sehr ähnlichen Versuchen. (30130, 30131, 30201, 30201*a*, 30207).

Kurve der im Dunkeln entstandenen Wuchsstoffkrümmungen (D) hat die Form einer sogenannten Blackmankurve. *Bis zu einer Konzentration von etwa 25° ist die Krümmung (Reaktion) der Konzentration proportional.* Bei höheren Konzentrationen läuft die Kurve der Abszisse parallel. Dieses ist volkommen in Übereinstimmung mit den Befunden Wents (1928) und Van der Weys (1931) an *Avena.* Bei Avena habe ich das Parallellaufen dieser Kurve mit der Abszisse auf beschränkte Dehnbarkeit der Zellwände zurückführen können. Dieses findet man bei

Du Buy & Nuernbergk (1932) auf S. 513 publiziert.

Die Kurve der während allseitiger Beleuchtung entstandenen Wuchsstoffkrümmungen (L) hat eine S-Form. Bei allen Versuchen welche ich hierüber anstellte, trat immer diese S-förmige Kurve auf. Dieses weist nun darauf hin, dass sozusagen das *Licht und der Wuchsstoff antagonistische Wirkungen haben in Bezug auf die Dehnbarkeit der Zellwände.* Der Wuchsstoff hat, wie wir aus den Untersuchungen von Heyn wissen, das Bestreben die Zellwände dehnbarer zu machen. Im Dunkeln wird der Wuchsstoff dabei nicht gehindert (Kurve D). Nur bei Krümmungen oberhalb des sogenannten Grenzwinkels wird im Dunkeln die Wuchsstoffwirkung von der beschränkten Dehnbarkeit der Zellwände gehindert. Im Lichte dahingegen weist der Anfang der Kurve L eine Deflektion auf. Bei einer sehr niederen Auxinkonzentration, z.B. 6½°, ist die antagonistische Wirkung des Lichtes relativ so gross, dass der Wuchsstoff in dieser Konzentration fast keine Krümmung hervorrufen kann. Wenn die Konzentration des Wuchsstoffes grösser wird, wird die Wuchsstoffwirkung der antagonistischen Lichtwirkung gegenüber auch immer grösser. Der Wuchsstoff wird somit bei steigender Konzentration immer weniger in seiner Wirkung gehindert. Das äussert sich in der Kurve L dadurch, dass bei steigender Auxinkonzentration die Kurve immer mehr ansteigt. Bei den grösseren Krümmungen tritt schliesslich wieder die beschränkte Dehn-

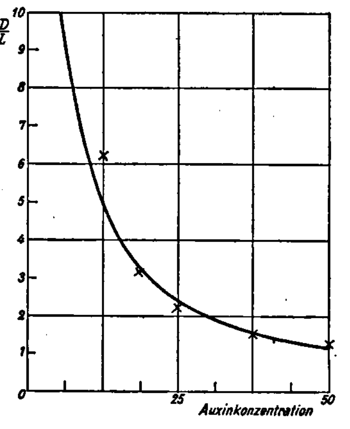



Abb. 28. Das Verhältnis D/L als Funktion der Auxinkonzentration. Die Kurve ist eine gleichseitige Hyperbel.

barkeit der Zellwände auf und verursacht, dass die Kurve allmählich mehr der Richtung der Abszisse parallel verläuft.

Von grosser Wichtigkeit für die Erklärung des Phototropismus und der Lichtwachstumsreaktion sind nun weniger die Werte der Reaktionen im Dunkeln (D) und im allseitigen Licht (L) an und für sich, sondern vielmehr ihre Quotienten (D/L) bei den verschiedenen Konzentrationen. D/L ist ja ein Mass für die Grösse der Lichtwachstumsreaktion. In Abb. 28 sind die D/L Werte wie sie aus den Kurven der Abb. 27 hervorgehen, in Abhängigkeit von der Auxinkonzentration dargestellt worden. Die in Abb. 28 gezeichnete Kurve ist eine *gleichseitige Hyperbel.* Jeder Punkt einer derartigen Kurve hat die Eigenschaft, dass das Produkt seiner Ordinat- und Abszisswerte konstant ist. Bezeichnen wir die Auxinkonzentration mit K, so ist $\frac{D}{L} \times K = c''$. In dieser Gleichung ist $c''$ eine Konstante. Die gleichseitige Hyperbel der Abbildung 28 entspricht der Gleichung $D/L \times K = 60$. Die Kreuzchen in der Abbildung sind die Werte wie sie aus den Kurven der Abbildung 27 hervorgehen. Man ersieht hieraus also, dass die D/L-Werte der Abbildung 27 bis zu einer Konzentration von etwa 50°, recht gut der obigen Gleichung entsprechen. Bei den niederen Konzentrationen unterliegt der Quotient natürlich einem immer grösseren relativen Fehler, je kleiner die Krümmungen werden. *Die Lichtwachstumsreaktion steht also mit der Auxinkonzentration in umgekehrter Proportionalität,* d.h. bei abnehmender Wuchsstoffkonzentration wird die vom Lichte verursachte relative Wachstumshemmung immer grösser. Hierdurch haben wir nun eine bessere Vorstellung davon, wie der Verlauf einer phototropischen Krümmung ist.

In einem normalen Hypokotyl nimmt die Konzentration des Wuchsstoffes allmählich von der Spitze nach der Basis zu ab. Bei einseitiger Beleuchtung nehmen somit

die absoluten Werte der ungleichen Wuchsstoffkonzentrationen an Licht- und Schattenseite (Went-Effekt) ebenfalls von der Spitze zur Basis ab. Wenn keine anderen Faktoren mitbestimmend für die phototropische Krümmung wären, so sollte man eine stark ausgeprägte Spitzenkrümmung erhalten. Betrachten wir aber die phototropische Krümmung der Abbildung 1, so sehen wir, dass das keineswegs der Fall ist. Dies ist klar, *da ja nicht nur die ungleiche Verteilung des Wuchsstoffes, sondern auch die ungleiche Verteilung des Wuchsstoffreaktionsvermögens die phototropische Krümmung bestimmt.* Da nun das Verhältnis D/L zwischen dem Wachstum im Lichte und im Dunkeln der Wuchsstoffkonzentration umgekehrt proportional ist, *steigt dieses Verhältnis im Hypokotyl also von der Spitze nach der Basis an.* Der Unterschied des Wuchsstoffreaktionsvermögens an der Licht- und der Schattenseite wird also im einseitig beleuchteten Hypokotyl von Spitze nach Basis immer grösser: d.h. *die Wirkung des Went-Effektes wird von Spitze nach der Basis immermehr verstärkt.* Dieses macht es uns jetzt klar wie es möglich ist, dass auch in den mehr basalen Zonen, mit niederen Wuchsstoffkonzentrationen bei einseitiger Beleuchtung der *Raphanus*-Hypokotyle dennoch so schnell grosse phototropische Krümmungen auftreten können. Bei *Avena* tritt auch bei Dauerbeleuchtung immer eine ausgeprägte Spitzenkrümmung auf. Aus diesem Grund meine ich, dass das Wuchsstoffreaktionsvermögen bei Avena nicht die grosse Rolle spielt, wie das bei Raphanus der Fall ist. Vielleicht kommt noch dazu, dass die Avena-Koleoptile röhrenförmig ist und daher nicht so geeignet wie das massive Raphanus-Hypokotyl für einen schnellen lateralen Wuchsstofftransport ist.

## 36. Die theoretisch mögliche phototropische Krümmung.

Jetzt wollen wir versuchen, mit Hilfe der obigen Befunde

die phototropische Krümmung zu berechnen. Wir bezeichnen dazu das Wachstum (bzw. die Krümmung) im Dunkeln mit D, im Licht mit L und die Konzentration des Wuchsstoffes mit K.

Aus der Abbildung 27, Kurve D geht hervor, dass bis zu einer Konzentration von etwa 25°

$$D = K \times c' \qquad (1)$$

In dieser Gleichung ist $c'$ eine Konstante. Aus der Kurve D geht ebenfalls hervor, dass $c' =$ etwa 0.5 ist.

Wenn wir D/L als Funktion von K untersuchen (Abb. 28), so zeigt es sich, dass diese Funktion als eine gleichseitige Hyperbel darzustellen ist. Somit ist

$$\frac{D}{L} \times K = c'' \qquad (2)$$

In dieser Gleichung ist, wie wir gesehen haben $c'' = 60$.

Wenn wir nun das Wachstum bei allseitiger Beleuchtung in Abhängigkeit von der Auxinkonzentration darstellen wollen, bekommen wir aus (1) und (2):

$$L = \frac{D \times K}{c''} = K^2 . \frac{c'}{c''}.$$

Das Wachstum im Lichte ist also proportional dem Quadrat der Konzentration K. Das Wachstum im Dunkeln steht dagegen, wie aus (1) hervorgeht, zur Konzentration K in linearer Proportionalität.

Um die Konzentration aus den Gleichungen zu eliminieren substituieren wir K in (2):

$$\frac{D}{L} \times \frac{D}{c'} = c'' \text{ woraus hervorgeht} : L = \frac{D^2}{c'.c''}$$

Nennen wir $c'.c'' = C$, so erhalten wir eine neue Konstante $C = 0.5 \times 60 = 30$.

$$L = \frac{D^2}{C} \qquad (3)$$

Aus der Gleichung (3) können wir nun das Wachstum (oder die Krümmung) berechnen, welche im Lichte

auftreten wird, wenn wir das Wachstum (oder die Krümmung) im Dunkeln kennen.

Nun ist in obigen Gleichungen das Wachstum ebenso wie die Konzentration in Krümmungsgraden ausgedrückt worden. Ohne Einfluss auf die Konstanten lassen sich beide aber auch in mm ausdrücken.

Welche Krümmung entsteht z.B. nach 2-stündiger einseitiger Beleuchtung mit 200 Erg/cm². Sek.?

Wäre der Wuchsstoff gleichmässig über Licht- und Schattenseite verteilt, so können wir den Längenzuwachs der Lichtseite während 2 Stunden, L mm nennen, und den Zuwachs im Dunkeln D mm. Die Verteilung des Wuchsstoffes ist aber nicht gleichmässig, sondern die Wuchsstoffkonzentrationen an Vorder- und Hinterseite verhalten sich wie 3 : 7. Daher wächst die Vorderseite nicht L mm, sondern $3/5 \times L$ mm und die Hinterseite wächst $7/5 \times D$ mm. Die Schattenseite ist auch nicht ganz dunkel, sondern wird beleuchtet mit 1/5.2 der Lichtmenge der Lichtseite. Einer einseitigen Beleuchtung mit 200 Erg/cm². Sek. während 2 Stunden entspricht bei allseitiger Beleuchtung mit 2 Lampen und Spiegel eine Beleuchtungszeit von 1 1/6 Stunden.

Die Schattenseite empfängt also eine Lichtmenge, die einer Beleuchtung von 0.23 Stunden gleich zu setzen ist. Hierzu gehört eine Reaktion von 11.5 Krümmungsgraden, wie aus Abbildung 26 hervorgeht. In vollständiger Dunkelheit war die Reaktion 14 Krümmungsgrade. Die Hinterseite wächst somit nicht $7/5 \times D$, sondern $\frac{11.5}{14} \times \frac{7}{5} \times D$ mm.

Nun bestimt die Grösse der Wachstumsdifferenz zwischen Licht- und Schattenseite die Grösse der phototropischen Krümmung. Diese Differenz ist also:

$$\frac{11.5}{14} \times \frac{7}{5} \times D - \frac{3}{5} \times L \text{ mm.}$$

Sehen wir die phototropische Krümmung der Hypokotyle

als bogenförmig an, so ist die Länge der Vorderseite (V) des Hypokotyls,

$$V = \frac{a}{360} \times 2\,\pi\,r \text{ mm},$$

wobei a die phototropische Krümmung des Hypokotyls, ausgedrückt in Krümmungsgraden ist. Die Länge der Hinterseite des Hypokotyls ist

$H = \frac{a}{360} \times 2\,\pi\,(r + d)$ mm. wobei d den Durchmesser des Hypokotyls darstellt. H — V ist also die Wachstumsdifferenz.

$$H - V = \frac{a}{360} \times 2\,\pi\,d = \frac{11.5}{14} \times \frac{7}{5} \times D - \frac{3}{5} \times L \quad (4)$$

Der Durchmesser d ist = 1.5 mm. Aus Abschnitt II wissen wir, dass normale dunkeladaptierte *Raphanus*-Keimlinge einen stündlichen Längenzuwachs von etwa 1 mm pro Stunde aufweisen. Während 2 Stunden ist D also = 2 mm. Wenn D = 2 mm, so geht aus (3) hervor $L = \frac{4}{30}$ mm.

Aus (4) lässt sich jetzt a berechnen,

$$a = 85^\circ.$$

*Betrachten wir die tatsächlich wahrgenommene Krümmung der Abbildung 1, so ersehen wir hieraus augenblicklich, dass die berechnete Krümmung hiermit recht gut übereinstimmt.*

Auch stellte ich einige Versuche an, wobei während *1 Stunde* mit 200 Erg/cm². Sek. beleuchtet und darauf während 1 Stunde auf einer horizontalen Klinostatenachse rotiert wurde. Die Pflanzen dieser Versuche wiesen Krümmungen von im Mittel 75° auf.

## 37. Schlussfolgerungen.

Die Lichtwachstumshemmungen der *Raphanus*-Hypokotyle sind auf Verringerungen des Wuchsstoffreaktionsvermögens zurückzuführen.

Der Lichtabfallkoeffizient der dunkeladaptierten *Raphanus* Hypokotyle ist 5.2. Etiolierte Hypokotyle sind wesentlich lichtdurchlässiger als dunkeladaptierte.

Die Hinterseite der einseitig beleuchteten Hypokotyle ist auf Wuchsstoff reaktionsfähiger als die Vorderseite, und *zwar in gleichem Verhältnis,* wie es bei der ungleichen Wuchsstoffverteilung besteht. Beide Erscheinungen stehen offenbar in enger Beziehung zueinander.

Die Lichtwachstumsreaktionen sind relativ um so grösser je geringer die Konzentration des Wuchsstoffes ist. In den mehr basalen Zonen eines einseitig beleuchteten Hypokotyls wird infolgedessen die Wirkung des Went-Effektes mehr verstärkt, als es in den mehr apikalen- also wuchsstoffreicheren Zonen der Fall ist.

**Bei der Erklärung der phototropischen Krümmung hat man sowohl mit der ungleichen Verteilung des Wuchsstoffes, als auch mit der ungleichen Verteilung des Wuchsstoffreaktionsvermögens zu rechnen.** Eine Berechnung der theoretischen phototropischen Krümmung der Hypokotyle, wobei beide oben genannten Faktoren berücksichtigt worden sind, ergab eine schöne Übereinstimmung mit den tatsächlich gefundenen phototropischen Krümmungen.

## ABSCHNITT VII.

## THEORETISCHE BETRACHTUNGEN.

### 38. Wie kann man sich den Mechanismus des Phototropismus vorstellen?

Wenn man die verschiedenen obigen Tatsachen kennen gelernt hat, so fragt man sich unwillkürlich, wie man sich den Zusammenhang dieser Tatsachen vorstellen darf, und was sich wohl innerhalb der Zellwand abspielt? Diese Fragen habe ich mit Hilfe der Vorstellung von einem Zellwand-Modell zu beantworten gesucht.

Aus Untersuchungen von Kruyt (1933), Sponsler (1928), Frey (1926) u.A. wissen wir, dass die Zellwand aus Zellulosemizellen besteht. Diese Mizellen sind weiterhin in eine intermizellare Substanz eingebettet. Diese Substanz braucht nicht dickflüssig zu sein. Der Abstand der Mizellen ist im übrigen klein in Hinsicht auf die Wellenlänge des Lichtes.

Nun sind Sole von Kohlehydraten im allgemeinen negativ geladen. Wir können uns dann denken, dass die Mizellen hinsichtlich der intermizellaren Substanz negativ geladen sind. Die entgegengesetzten Ladungen der Mizellen und der intermizellaren Substanz verursachen, dass die Mizellen von der intermizellaren Substanz angezogen werden (Grenzflächenspannung). In Analogie mit z.B. den komplexen Koazervaten (siehe Bungenberg de Jong, 1932) muss man voraussetzen, dass kein Ladungsaustausch stattfindet. *Die Mizellen der Zellwand werden also von ihren gleichen Ladungen auseinandergehalten, sie werden aber zusammengehalten mittels der intermizellaren Substanz.*

In einer derartigen Zellwand bestimmt die Verschiebbarkeit der Mizellen untereinander die Dehnbarkeit der Zellwand. *Je grösser also der Ladungsgegensatz zwischen Mizellen und intermizellarer Substanz ist, je weniger dehnbar ist die Zellwand.*

Aus Untersuchungen von Kögl & Haagen Smit ist nun hervorgegangen, dass Auxin eine einbasische Säure mit langer C-Kette ist. Solche Stoffe bedingen schon in sehr geringer Konzentration eine starke Erniedrigung der Oberflächenspannung (Regel von I. Traube). Auch sind diese Stoffe sehr leicht absorbierbar (Freundlich, 1930, Kruyt, 1931, S. 22). Kögl (1933, S. 19) zeigte, dass Auxin sich in monomolekularer Schicht spreiten lässt, und glaubt, dass der Wuchsstofftransport in der Pflanze in ähnlicher Weise zu denken ist (vgl. auch

Van den Honert, 1932). Auxin ist also ein Stoff mit grosser Oberflächenaktivität, und dieses macht es verständlich, dass sehr geringe Wuchsstoffmengen eine grosse Wirkung auf die Zellwände auszuüben vermögen.

Wir können uns dann denken, dass das negative Auxin an die Grenzfläche Mizelle-intermizellare Substanz gelangt, und dort die positiven Ladungen der intermizelaren Substanz neutralisiert. *Hierdurch werden die Mizellen weniger stark an die intermizellare Substanz gebunden, und so wird die Dehnung der Zellwand leichter gemacht.*

Wie können wir uns nun die Wirkung des Lichtes auf diese Zellwand vorstellen? Licht ist eine Form von Energie. Wenn Licht absorbiert wird, so entsteht eine andere Energieform. *Wir denken uns nun, dass die Mizellen Licht absorbieren, dass dieses zum Teil in elektrische Energie umgesetzt wird, und dass dadurch die negative Ladung der Mizellen vergrössert wird.* Solches ist von Placzek (1928, referiert von Freundlich, 1932, S. 811) an Metallteilchen beobachtet worden. Placzek beobachtete, dass manche Metallteilchen durch das elektrische Feld bewegt werden, solange man sie mit sichtbarem Licht bestrahlt. Beim Abstellen der Belichtung werden sie wieder elektrisch unbeeinflussbar.

Wenn die negative Ladung der Mizellen vergrössert wird, so werden die Mizellen stärker an die intermizellare Substanz gebunden. Dieses hat dann zur Folge, *dass die Dehnbarkeit der beleuchteten Zellwände verringert wird, und man daher mehr Wuchsstoff braucht, um die gleiche Wirkung zu erzielen die man sonst im Dunkeln bekommen würde.*

Die Schattenseite des einseitig beleuchteten Hypokotyls bekommt eine geringere Menge Lichtenergie als die Vorderseite. Die Ladung der Mizellen an der Hinterseite ist also weniger negativ als jene der Vorderseite. *An der Hinterseite sind die Mizellen demnach weniger stark an die*

*intermizellare Substanz gebunden als an der Vorderseite.* Hierdurch wird eine bestimmte Wuchsstoffmenge an der Hinterseite eine grössere Dehnung der Zellwände verursachen als an der Vorderseite. *Dieses erklärt das grössere Wuchsstoffreaktionsvermögen der Schattenseite.*

Wenn nun die Mizellen der Schattenseite eine geringere negative Ladung bekommen als die Mizellen der Vorderseite, so hat dieses zur Folge, *dass die Hinterseite hinsichtlich der Vorderseite positiv geladen ist.* Das ist also in Übereinstimmung mit den Befunden Wallers (1903), Boses (1907) und Wents (1932). *Das Auxin wird sich dann nach der Hinterseite hin bewegen. Dieses erklärt daher den Went-Effekt. Weiter wird uns auch dadurch der experimentell gefundene Zusammenhang zwischen Went-Effekt und Wuchsstoffreaktionsvermögen* (34) *klar.*

Ich bin mir recht gut bewusst, dass obige Modellvorstellung nur schematischen Charakter besitzt, und sehr unvollkommen ist, aber glaube doch, dass mit Hilfe dieser Hypothese, der Zusammenhang der Tatsachen verständlicher ist.

## ZUSAMMENFASSUNG.

Es ist in dieser Arbeit mit dunkeladaptierten Keimlingen von *Raphanus sativus* gearbeitet worden. Dieses hat gewisse Vorzüge gegenüber dem Arbeiten mit etiolierten Pflanzen (§ 4). Das Dunkeladaptieren bestand darin, dass man die im Licht, im Gewächshaus gezüchteten Keimlinge etwa 10 Stunden im Dunkelzimmer verweilen lässt. Es hat sich gezeigt, dass dieses zur Folge hat: 1. Eine Verringerung der Wuchsstoffproduktion der Kotyledonen (§ 17). Eine Ausnahme machen sehr junge Pflanzen, welche noch nicht auf die Wuchsstoffproduktion unter Einfluss des Lichtes angewiesen sind. 2. Eine erhebliche Steigerung des Vermögens der Hypokotyle (vielleicht Zellwände) auf Wuchsstoff zu reagieren (§ 32, 35).

Das Wachstum der *Raphanus*-Hypokotyle ist nicht etwa nur auf die Spitzenregion beschränkt, sondern ist vielmehr über das ganze Hypokotyl verteilt (§ 8).

Entfernen wir die beiden Kotyledonen, so hört das Wachstum der oberen Zonen nach einer bestimmten Zeit ganz auf, um später wider einzusetzen. Dieses Wiederbeginnen des Wachstums der oberen Zonen ist auf das Einsetzen einer Wuchsstoffproduktion der Hypokotylspitze zurückzuführen (§ 9).

Während des normalen Wachstums liefern nur die Kotyledonen den Wuchsstoff (§ 9, 13). In grünen, dem Tageslicht ausgesetzen Kotyledonen findet eine Wuchsstoffproduktion unter Einfluss des Lichtes statt (§ 17).

Licht hemmt das Längenwachstum der Hypokotyle nicht nur in den apikalen Teilen, sondern auch in den mehr basalen Teilen des Hypokotyls (§ 10).

Diese Wachstumshemmung kann nicht erklärt werden mittels einer Hemmung der *Wuchsstoffproduktion* unter Einfluss des Lichtes (§ 15, 16, 30).

Auch vermag weder eine Änderung des basipetalen Transportes des Wuchsstoffes (§ 21), noch eine Änderung des Wuchsstoffverbrauches (§ 22) unter Einfluss allseitiger Beleuchtung die Lichtwachtstumsreaktion der *Raphanus*-Hypokotyle zu erklären.

Die Lichtwachtstumsreaktionen sind zu erklären mittels Änderungen des Vermögens der Organe (vielleicht Zellwände) auf Wuchsstoff zu reagieren (§ 30).

Wie bei *Avena*-Koleoptilen vermag eine einseitige Beleuchtung auch bei *Raphanus*-Hypokotylen eine ungleiche Verteilung des Wuchsstoffes (Went-Effekt genannt) im Hypokotyl hervorzurufen. (§ 25).

Ersetzt man die Spitze des Hypokotyls durch ein auxinhaltiges Agarwürfelchen, so vermag der Went-Effekt ebenfalls aufzutreten. Die Spitze der Pflanze ist also nicht unbedingt notwendig, um die ungleiche Wuchsstoffver-

teilung unter Einfluss einseitiger Beleuchtung zu ermöglichen (§ 26).

Es ist bewiesen worden, dass der Went-Effekt bei Raphanus dadurch zustandekommt, dass der Wuchsstoffstrom in der Richtung der Schattenseite abgelenkt wird (§ 27).

Mit zunehmender Lichtmenge nimmt das Reaktionsvermögen des Hypokotyls für Wuchsstoff ab (§ 32).

Bei einseitiger Beleuchtung ist die Lichtintensität an der Lichtseite 5.2-mal grösser als an der Schattenseite des Hypokotyls. Etiolierte Hypokotyle sind lichtdurchlässiger als dunkeladaptierte (§ 33).

In einseitig beleuchteten Hypokotylen ist das Verhältnis zwischen den, infolge des Went-Effektes entstandenen, ungleichen Wuchsstoffkonzentrationen an Licht- und Schattenseite ebenso gross wie das Verhältnis zwischen dem Wuchsstoffreaktionsvermögen an Licht- und Schattenseite (§ 34).

Die Lichtwachstumsreaktionen stehen mit der Auxinkonzentration in umgekehrter Proportionalität (§ 35). Daher wird bei einseitiger Beleuchtung die Wirkung des Went-Effektes von der Spitze nach der Basis des Hypokotyls zu immermehr verstärkt.

Das Wachstum im Lichte ist proportional dem Quadrat der Wuchsstoffkonzentration. Das Wachstum im Dunkeln steht dagegen zur Konzentration in linearer Proportionalität (§ 36).

Die auf Grund der obigen Befunde berechnete phototropische Krümmung stimmt recht gut mit der tatsächlich wahrgenommenen überein (§ 36).

Schliesslich wurde mit Hilfe eines Zellwand-Modells erörtert, wie man sich den Mechanismus des Phototropismus vorstellen kann (§ 38).

*Es hat sich gezeigt, dass bei Raphanus-Hypokotylen beim Zustandekommen einer positiven phototropischen Krümmung*

*nicht nur die ungleiche Verteilung des Wuchsstoffes (mit Went-Effekt bezeichnet) eine Rolle spielt (Went's Theorie), sondern dass dann auch das Reaktionsvermögen für Wuchsstoff im Hypokotyl ungleich verteilt ist, und somit auch von Bedeutung ist beim Zustandekommen der phototropischen Krümmung. In Folge des Went-Effektes gelangt an die Schattenseite des Hypokotyls mehr Wuchsstoff als an die Lichtseite; die Verteilung des Wuchsstoffreaktionsvermögens ist derartig, dass die Schattenseite wuchsstoffempfindlicher ist als die Lichtseite. Die Wirkungen beider Erscheinungen verstärken sich also.*

*Auch die Lichtwachtstumsreaktionen sind auf Änderungen des Wuchsstoffreaktionsvermögens zurückzuführen. Die Blaauwschen Auffassungen, dass die phototropischen Krümmungen auf ungleiche Lichtwachtstumsreaktionen an Licht- und Schattenseite zurückzuführen sind, bestehen also zum Teil zurecht.*

*Die Blaauwsche Theorie und die Theorie von Went sind also keine Antithesen, sondern die Grundgedanken beider Theorien ergänzen einander bei der Erklärung des Phototropismus der Raphanus- Hypokotyle.*

Herrn Professor Dr. F. A. F. C. Went in dessen Institut (Botanisch Laboratorium, Utrecht) diese Untersuchungen vorgenommen wurden, bin ich sehr zu Dank verpflichtet. Er hat mich fortwährend durch sein weitgehendes Interesse und seine wertvollen Ratschläge unterstützt und mich immer mit der grössten Bereitwilligkeit in den Stand gesetzt, die Versuche auf die erforderliche Weise einzurichten.

## Literatur.

Arisz, W. H., (1915). Rec. Trav. bot. néerl. 12, 24.
Bachmann, Fr., (1929). Planta 8, 487.
Bergann, Fr., (1930). Planta 10, 666.
Bernheim, K., (1930). Beih. Bot. Centr. blatt 46, 347.
Beyer, A., (1927). Ber. dtsch. bot. Ges. 45, 179.

Blaauw, A. H., (1908). Versl. kon. Ak. van Wetensch. Amsterdam, Oct. 1908, 203.
———, (1909). Rec. Trav. bot. néerl. 5, 209.
———, (1914). Z. Bot. 6, 641.
———, (1915). Z. Bot. 7, 465.
———, (1918). Med. Landbouwhoogesch. Wageningen 15, 89.
Bonner, J., (1932). Biol. Zentr. bl. 52, 565.
Bose, Sir J. Ch., (1907). Comparative Electrophysiology, London.
Boysen Jensen, P., (1910). Ber. d. d. bot. Ges. 28, 118.
Bungenberg de Jong, H. G., (1932). Protoplasma 15, 110.
Buy, H. G. du, (1931). Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterdam 34, 2, 277.
———, & Nuernbergk, E., (1932). Ergebn. d. Biol. 9, 358.
Cholodny, N., (1927). Biol. Zbl. 47, 604.
———, (1929). Planta 7, 702.
Dillewijn, C. van, (1927). Rec. Trav. bot. néerl. 24, 307.
Dolk H. E., (1930). Geotropie en Groeistof, diss. Utrecht.
——— und Thimann (1932). Proc. nat. Acac. Sci. U.S.A. 18, 30.
Fliry, M., (1932). Jb. Bot. 77, 150.
Freundlich, H., (1930). Kapillarchemie Bd. I, Leipzig.
———, (1932). Kapillarchemie Bd. II, Leipzig.
Frey, A., (1926). Jb. Bot. 65, 165.
Fröschel, P., (1908). Sitzungsber. K. Ak. Wiss. Wien. 117.
Gorter, Chr. J., (1932). Groeistofproblemen bij Wortels, diss. Utrecht.
Heyn, A. N. J., (1931). Rec. Trav. bot. néerl. 28, 113.
——— und Overbeek, J. van (1931). Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterdam 34, 1190.
Honert, T. H. van den (1932). Ebenda 35, 1104.
Iterson, G. van (1933). Chemisch Weekblad 30, 2.
Kögl, F., (1932). Chem. Weekblad 29, 317.
———, (1932). Chem. Zeitung 56, 783.
———, (1933). Naturwiss. 21, 17.
——— und Haagen Smit, A. J., (1931). Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterdam. 34, 1411.
———, ——— und Erxleben, H., Hoppe-Seyler Ztschr. physiol. Chem. 214, 241.
Kostytschew, S. und Went, F. A. F. C. (1931). Lehrbuch der Pflanzenphysiologie 2, Berlin.
Kruyt, H. R., (1930). Colloids, New York.
———, (1933). Chem. Weekblad 30, 24.
Nuernbergk, E., (1927). Bot. Abh. 8. Jena.

Nuernbergk, E., (1933). Handbuch biol. Arbeitsmethoden. Abt. XI/4, 739.
——— und Buy, H. G. du, (1930). Rec. Trav. bot. néerl. 27, 417.
Overbeek, J. van (1932). Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, 35, 1325.
Paàl, A., (1914). Ber. dtsch. bot. Ges. 32, 499.
Snow, R., (1932). New Phyt. 31, No. 5.
Söding, H., (1929). Jb. bot. 71, 184.
———, (1931). Ebenda 74, 127.
Sperlich, A., (1912). Jb. bot. 50, 503.
Sponsler, O. L., (1928), Am. Journ. bot. 15, 525.
Thimann, K. V. und Bonner, J., (1932). Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 18, 692.
Tollenaar, D. und Blaauw, A. H., (1921). Versl. Kon. Akad. Wetensch. 30, 17.
Tsi Tsung Li, (1930). Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, 33, 1201.
Waller, A. D., (1903). Signs of life.
Went, F. A. F. C., (1933). Naturwiss. 21, 1.
Went, F. W., (1928). Rec. Trav. bot. néerl. 25, 1.
———, (1932). Jb. bot. 76, 528.
Wey, H. G. van der (1931). Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, 34, 875.
———, (1932). Rec. Trav. bot. néerl. 29, 379.
Wiesner, J., (1880). Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 43, 1.

---

TABELLE I

| Nr. | Nr. der Pfl. | Zeit in St. | Obere Zone | | Mittel Zone | | Untere Zone | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Anf. länge in 0.5 mm | Zuwachs in °/₀ d. Anf. 1 | Anf. länge in 0.5 mm | Zuwachs in °/₀ d. Anf. 1. | Anf. länge in 0.5 mm | Zuwachs in °/₀ d. Anf. 1. |
| 21209 | 7 | 23 | 8.4 | 51 | 12.5 | 62 | 19.7 | 44 |
| | 8 | 23 | 10.3 | 58 | 11.1 | 75 | 20 | 68 |
| 21207 | 5 | 20 | 7.3 | 242 | 10.3 | 111 | 45.5 | 71 |
| | 6 | 20 | 9 | 153 | 7.5 | 84 | 48 | 52 |
| 21206 | 1 | 20 | 6.2 | 97 | 9.3 | 69 | — | — |
| | 2 | 20 | 6 | 61 | 9.5 | 66 | — | — |
| | 3 | 20 | 5 | 94 | 7 | 85 | — | — |

TABELLE IV

| Nr. | Wuchsstoffmenge | | | Extraktionszeit in Stunden |
|---|---|---|---|---|
| | 1e | 2e | 3e Agarblöckchen | |
| 20910 | 20 | 37 | 29 | 1—3—3 |
| | 30 | 31 | 16 | 2—3—2 |
| | 26 | 30 | 10 | 3—3—1 |

TABELLE V

| Wuchsstoffmengen extrahiert aus Kotyledonen von: | | | | Alter der Pflanzen |
|---|---|---|---|---|
| etiolierten | und Gewächshauspflanzen | | | |
| Nr. 20606 | | 20613 | 20617 | |
| — | — | 11 | — | 4 |
| 17 | 19 | 13 | — | 5 |
| 10 | 12 | 10 | — | 6 |
| 7 | 16 | 12 | — | 7 |
| 0 | 8 | — | — | 9 |
| — | — | 10 | — | 10 |
| — | — | 7 | — | 12 |
| — | — | — | 10 | 16 |
| — | — | — | 7 | 19 |

TABELLE II

| Nr der Pfl. | Zeit nach Entfernung d. Kotyl. in St. | Anf. Länge (in 0.045 mm) | End. Länge (in 0.045 mm) | Zuwachs °/₀ Anf. L. p. 10 St. | Anf. Länge (in 0.045 mm) | End. Länge (in 0.045 mm) | Zuwachs °/₀ Anf. L. p. 10 St. | Anf. Länge (in 0.045 mm) | End. Länge (in 0.045 mm) | Zuwachs °/₀ Anf. L. p. 10 St. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Obere Zone | | | Mittelzone | | | Untere Zone | | |
| 2 | 0—9 | 121 | 127 | 5.5 | 135 | 147 | 10 | 385 | 437 | 15.5 |
| | 9—20 | 127 | 147 | 14.5 | 147 | 160 | 8.2 | 437 | 440 | 0.9 |
| | 20—70 | 147 | 232 | 11.5 | 160 | 215 | 6.8 | 440 | 505 | 2.5 |
| 3 | 0—9 | 144 | 146 | 1.1 | 150 | 163 | 9 | 292 | 326 | 13.3 |
| | 9—20 | 146 | 173 | 16.4 | 163 | 183 | 11 | 326 | 370 | 12 |
| | 20—70 | 173 | 243 | 8 | 183 | 284 | 11 | 370 | 476 | 5.2 |
| 4 | 0—9 | 141 | 152 | 9 | 137 | 147 | 7.7 | 230 | 261 | 15.5 |
| | 9—20 | 152 | 176 | 14.5 | 147 | 165 | 10 | 261 | 284 | 8.2 |
| | 20—70 | 176 | 284 | 12.2 | 165 | 246 | 9 | 284 | 330 | 3.2 |
| 5 | 0—9 | 133 | 142 | 7.7 | 164 | 183 | 13.3 | 371 | 448 | 23.3 |
| | 9—20 | 142 | 174 | 22 | 184 | 228 | 22 | 448 | 494 | 9 |
| | 20—70 | 174 | 283 | 12.6 | 228 | 295 | 5.8 | 494 | 542 | 2 |
| 6 | 0—9 | 118 | 122 | 3.3 | 170 | 185 | 9 | 270 | 304 | 14.4 |
| | 9—20 | 122 | 146 | 18.2 | 185 | 222 | 18.2 | 304 | 341 | 10 |
| | 20—70 | 146 | 265 | 16.2 | 222 | 359 | 12.4 | 341 | 440 | 5.8 |
| 1 normale intakte Pfl. | erste 12 St. | 117 | 165 | 34 | 160 | 248 | 46 | 276 | 395 | 36 |
| | Zweite 11 St. | 165 | 184 | 11 | 248 | 311 | 23 | 395 | 483 | 20 |

TABELLE X

| Nr. | Länge der Zylind. in mm | Tr. Zeit in St. | Ausg. Konz. des Auxins | Im oberen Plättchen übrig gebliebene Wuchsstoffmengen | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | | im Lichte | im Dunkeln |
| 30217 | 4 | 0 | 25 | 10 ± 1.5 | 10 ± 1.5 |
| | 4 | 1 | 25 | 7 ± 2 | 8.5 ± 1.5 |
| | 4 | 2 | 25 | 6.4 ± 1.1 | 6 ± 1.6 |
| | 4 | 3 | 25 | 0 | 0 |
| 30222 | 4 | 2 | 40 | 12.3 ± 2 | 11.6 ± 1.4 |
| 20908 | 8 | 2 | 100 | 2 × 11 ± 2 | 2 × 12.7 ± 2 |

TABELLE VII

Lepidium sativum

| Nr. | Extrahierte Wuchsstoffmengen in Kr. Gr. | | | Adaptations-Zeit in St. | Alter der Pflanzen |
|---|---|---|---|---|---|
| | Licht-Kotyledonen | Dunkeladapt. Kotyledonen | Differenz | | |
| 20510 | 14 | 0 | 14 | 15 | — |
| | 14 | 2 | 12 | 15 | — |
| 20520 | 15 | 3 | 12 | 24 | 7 |
| | Raphanus sativus | | | | |
| 20921 | 10 | 10 | 0 | 7 | 4½ |
| | 13 | 14 | — 1 | 7 | 4½ |
| 20917 | 5 | 6 | — 1 | 10 | 5 |
| | 7 | 4 | 3 | 10 | 5 |
| 30215 | 12 | 10 | 2 | 8 | 5 |
| | 14 | 9 | 5 | 8 | 5 |
| 20805 | 21 | 15 | 6 | 7 | 7 |
| | 15 | 9 | 6 | 7 | 7 |
| 30207 | 11 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| | 12 | 6 | 6 | 7 | 8 |
| 30215 | 10 | 5 (8) | 5 | 8 | 10 |
| | 14 | 6 (9) | 8 | 8 | 10 |

TABELLE IX

| Nr. | Länge der Zylind. in mm | Tr. Zeit in St. | Ausg. Konz. des Auxins in Kr. Gr. | Transportierte Wuchsstoffmengen | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | | im Lichte | im Dunkeln |
| 21220 | 6 | 1 | 100 | 9.3 ± 1.3 | 9.3 ± 1.3 |
| | 6 | 1½ | 100 | 14.7 ± 2.5 | 15.9 ± 2.5 |
| | 6 | 2 | 100 | 20.0 ± 2.6 | 20.2 ± 3 |
| | 6 | 2½ | 100 | 18.6 ± 1 | 18.2 ± 2.5 |
| 21223 | 6 | ½ | 100 | 0 | 0 |
| | 6 | 1 | 100 | 8.4 ± 1.2 | 8.1 ± 1.3 |
| | 6 | 1½ | 100 | 13.4 ± 1.3 | 12.4 ± 2 |
| | 6 | 2 | 100 | 12.3 ± 2 | 13.9 ± 2 |
| | 6 | 2½ | 100 | 19 ± 1.8 | 14.1 ± 2.5 |
| 30213 | 4 | 1 | 25 | 2.6 ± 1.6 | 1.8 ± 1.4 |
| | 4 | 2 | 25 | 3.8 ± 0.6 | 4.8 ± 2 |
| | 4 | 3 | 25 | 6.3 ± 1.4 | 6.3 ± 1.4 |
| 30214 | 4 | 1 | 25 | 0.5 ± 0.5 | 1.0 ± 1.3 |
| | 4 | 2 | 25 | 4.4 ± 1.2 | 3.7 ± 1.1 |
| | 4 | 3 | 25 | 4.5 ± 0.9 | 4.2 ± 1.1 |

TABELLE XI

| Nr. | Länge der Zyl. in mm | Tr. Zeit in St. | Ausg. Konz. des Aux. | Wuchsstoffmengen | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | obere Plättchen | | untere Plättchen | | Verbrauch | |
| | | | | Licht | Dunkel | Licht | Dunkel | Licht | Dunkel |
| 20830 [1] | 3 | 1 | 30 | 18 | 21 | 3 | 0 | 9 | 9 |
| | 3 | 2 | 30 | 9 | 11 | 9 | 9 | 12 | 10 |
| 20902 [1] | 8 | 3 | 100 | 11 | 12 | 22 | 18 | 67 | 70 |
| | 8 | 4 | 100 | 2 | 3 | 17 | 16 | 81 | 81 |
| 20916 [2] | 8 | 2 | 100 | 2 × 13 | 2 × 17 | 7 | 5 | 66 | 61 |
| | 8 | 2 | 100 | 2 × 19 | 2 × 19 | 6 | 6 | 56 | 56 |
| 30222 | 4 | 2 | 40 | 12 | 12 | 10 | 10 | 18 | 18 |
| | 4 | 3 | 40 | 12 | 13 | 10 | 10 | 18 | 17 |

[1]) Mit Tageslicht beleuchtet; Versuche im Gewächshaus ausgeführt.

[2]) Zylinderchen von etiolierten Pflanzen.

TABELLE VI

| Nr. | Wuchsstoffmengen Extrahiert im Lichte | im Dunkeln | Extraktionszeit in Stunden |
|---|---|---|---|
| 20917 | 5.3 ± 1.3 | 6.4 ± 1.5 | 3 |
| | 6.5 ± 2.0 | 4.3 ± 1.0 | |

TABELLE XII

| Nr. | Beleuchtungszeit in St. | Aufgefangene Wuchsstoffmengen (Raphanusspitzen) | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | einseitige Beleuchtung | | im Dunkeln | |
| | | Lichtseite | Schattenseite | eine Seite | andere Seite |
| 21107 | 2 | 1 ± 1 | 4.3 ± 1.5 | 5.1 ± 0.8 | 5 ± 1.5 |
| | 1 | 0.8 ± 1 | 5.8 ± 1 | — | — |

TABELLE XVII

| Nr. | Wuchsstoffkrümmungen im Dunkeln | Wuchsstoffkrümmungen im Lichte | Lichtfarbe | Dem Objekt zugestrahlte Energiemenge Erg/cm² | Abstand Objekt bis Lampe in cm |
|---|---|---|---|---|---|
| 30323 | 9 | 7 | orange | 976000 | 80 |
| | 10 | 10 | „ | 976000 | 80 |
| 30328 | 10 | 9 | „ | 976000 | 80 |
| | 12 | 10 | „ | 976000 | 80 |
| | 13 | 8 | weiss | 976000 | 100 |
| 30320 | 8 | 9 | orange | 61000 | 260 |
| | 11 | 9 | „ | 61000 | 260 |
| | 8 | 2 | weiss | 61000 | 275 |
| 30321 | 10 | 5 | blau | 61000 | 80 |
| | 8 | 5 | „ | 61000 | 80 |

TABELLE XIII

| Nr. | Aufgefangene Wuchsstoffmengen (Raphanuszylinderchen) | | | |
|---|---|---|---|---|
| | einseitige Beleuchtung (Summe von 8 Vers.) | | im Dunkeln (Summe von 2 Vers.) | |
| | Lichtseite | Schattenseite | eine Seite | andere Seite |
| | 53 (37 %) | 88 (63 %) | 20 (50 %) | 19,8 (50 %) |

TABELLE XIV

| Nr. | Aufgefangene Wuchsstoffmengen (Raphanuszylinderchen), einseitig aufgesetzter Agar-Wuchsstoff) | | | |
|---|---|---|---|---|
| | einseitige Beleuchtung | | im Dunkeln | |
| | Lichtseite (Oberwürfelseite) | Schattenseite | Oberwürfelseite | andere Seite |
| 21115 | 3 ± 1.9 | 10 ± 2.3 | 11 ± 3 | 7.6 ± 1.8 |
| 21114 | 3.3 ± 2 | 10 ± 2 | 12.5 ± 2 | 6.6 ± 1.6 |
| — 1) | 2 ± 0.8 | 9.5 ± 2 | — | — |
| 21101 | 3.6 ± 1 | 6.6 ± 1.8 | 7.7 ± 1.1 | 6.1 ± 1.1 |
| 21031 | 5.1 ± 2 | 9 | 9.3 ± 3 | 4.5 ± 2 |
| — 1) | 2.7 ± 1.1 | 7.1 ± 1.5 | 5 ± 2.5 | 4.5 ± 2 |
| 21015 | 7.7 ± 1.3 | 11.1 ± 2.7 | 10.2 ± 3 | 3.9 ± 1.7 |
| — 1) | 1.5 ± 1.2 | 5.0 ± 3 | 5.4 ± 1.2 | 1.0 ± 0.9 |
| 21014 | 2.8 ± 0.6 | 7.3 ± 1.3 | 5.6 ± 1.1 | 5.6 ± 1.6 |
| Summe | 31.7 (30 %) | 75.8 (70 %) | 67 (63 %) | 40 (37 %) |

TABELLE XV

| Nr. | Lichtfarbe | Dem Objekt zugestrahlte Energiemenge in Erg/cm² | Abstand Objekt bis Lampe in cm | Aufgefangene Wuchsstoffmengen | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Einzeit. Beleuchtung | | im Dunkeln | |
| | | | | Lichtseite | Schattenseite | eine Seite | andere Seite |
| 30329 | orange | 976000 | 80 | 7.0 ± 2 | 6.0 ± 0.8 | 5.5 ± 0.8 | 5.0 ± 0.9 |
| | ,, | 976000 | 80 | 7.2 ± 2 | 6.0 ± 1.4 | — | — |
| 30327 | ,, | 976000 | 80 | 4.6 ± 2 | 2.6 ± 1 | 9.1 ± 0.9 | 7.1 ± 1.8 |
| | ,, | 976000 | 80 | 7.4 ± 1.9 | 5.8 ± 0.8 | — | — |
| | weiss | 976000 | 100 | 6.3 ± 0.6 | 12.1 ± 1.5 | — | — |

TABELLE XVIII

| Konzentration des Auxins | | 1/4.25 | | 2/4.25 | | 3/4.25 | | 25 | | 50 | | 100 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nr. | Zeit in St. | L | D | L | D | L | D | L | D | L | D | L | D |
| 30119 | 2½ | — | — | 1 | 12 | — | — | 7 | 16 | 9 | 18 | 14 | 21 |
| 30130 | 2 | — | — | 2 | 6 | — | — | 11 | 15 | 10 | 20 | 14 | 14 |
| 30331 | 2 | — | — | 1 | 11 | — | — | 4 | 14 | 14 | 15 | 16 | 14 |
| 30201 | 2 | — | — | 1 | 7 | — | — | 7 | 12 | 11 | 13 | 11 | 16 |
| 30201*a* | 2 | 0 | 1 | 1 | 5 | 2 | 9 | 5 | 14 | — | — | — | — |
| 30203 | 2½ | 0 | 7 | 4 | 8 | 5 | 10 | 5 | 9 | — | — | — | — |
| 30204 | 2 | 0 | 1 | 0 | 4 | — | 5 | 5 | 8 | — | — | — | — |
| 30207 | 2 | 0 | 2 | 0 | 6 | 4 | 5 | 6 | 11 | — | — | — | — |